

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

М
Р

ГРИБЫ

МИР РАСТЕНИЙ





МИР РАСТЕНИЙ

1

**ВВЕДЕНИЕ
ЦИАНОБАКТЕРИИ
ВОДОРОСЛИ**

2

**СЛИЗЕВИКИ
ГРИБЫ**

3

**МХИ , ПЛАУНЫ , ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ**

4

**ЦВЕТКОВЫЕ
ДВУДОЛЬНЫЕ**

5

**ЦВЕТКОВЫЕ
ДВУДОЛЬНЫЕ**

6

**ЦВЕТКОВЫЕ
ДВУДОЛЬНЫЕ**

7

**ЦВЕТКОВЫЕ
ОДНОДОЛЬНЫЕ**



ГРИБЫ

2
ТОМ

Художники:

Цветные таблицы — В. С. Юдин; А. В. Юдин
Черно-белые иллюстрации — Н. Г. Зарепкая;
Г. Ф. Лукьяненко; Т. Н. Карпова; Б. А. Гомон

Фотографы:

Л. В. Аверьянов; Р. В. Воронов;
А. Н. Бобрович; М. В. Глазов; И. А. Мухин;
А. В. Ломанцов; А. Е. Коваленко

Под редакцией
члена-корреспондента АН СССР
М. В. ГОРЛЕНКО

ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ, ПЕРЕРАБОТАННОЕ

• СЛИЗЕВИКИ

• ГРИБЫ

ХИТРИДИОМИЦЕТЫ

ООМИЦЕТЫ

ЗИГОМИЦЕТЫ

ТРИХОМИЦЕТЫ

АСКОМИЦЕТЫ

БАЗИДИОМИЦЕТЫ

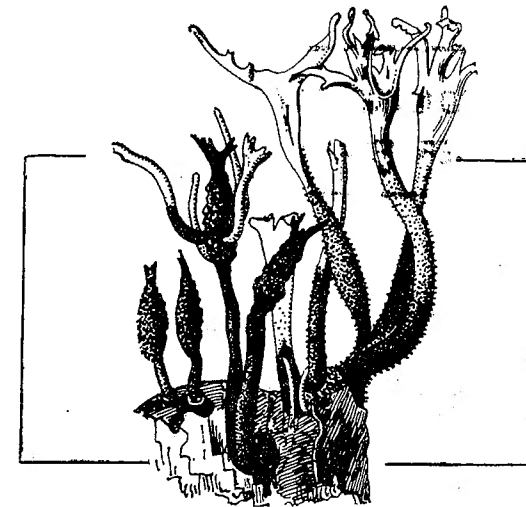
ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ

МИР РАСТЕНИЙ

В 7 ТОМАХ

Под редакцией академика А. Л. Тахтаджяна

Второе издание, переработанное



2
ТОМ

МОСКВА
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»
1991

ББК 28.5
М63

Редакционная коллегия:

академик АН СССР А. Л. Тахтаджян (главный редактор)
академик АН СССР А. Л. Курсанов
академик АН УССР К. М. Сытник
член-корреспондент АН СССР М. В. Горленко
член-корреспондент АН СССР Х. Х. Трасс

доктора биологических наук:

М. А. Бондарцева
К. Л. Виноградова
И. В. Грушвицкий
М. Э. Кирпичников
М. Г. Пименов
Н. Н. Цвелев

кандидаты биологических наук:

С. Г. Жилин
Н. Т. Скворцова

секретарь редколлегии Т. В. Вельгорская

ОТДЕЛ
СЛИЗЕВИКИ
МУХОМУСОТА

М63 Т. 2. Грибы /Под ред. М. В. Горленко. — 2-е изд., перераб. — М.: Просвещение, 1991. — 475 с., 24 л.: ил. — ISBN 5-09-002841-9.

В данном томе рассказано об обширной группе организмов, насчитывающей свыше 100 тыс. видов. Грибы, занимая особое положение в системе органического мира, представляют собой отдельное царство наряду с царствами растений и животных. В том включена небольшая группа организмов — слизевики, которую многие систематики рассматривают как самостоятельный отдел. Все организмы играют значительную роль в сложении растительного покрова Земли.

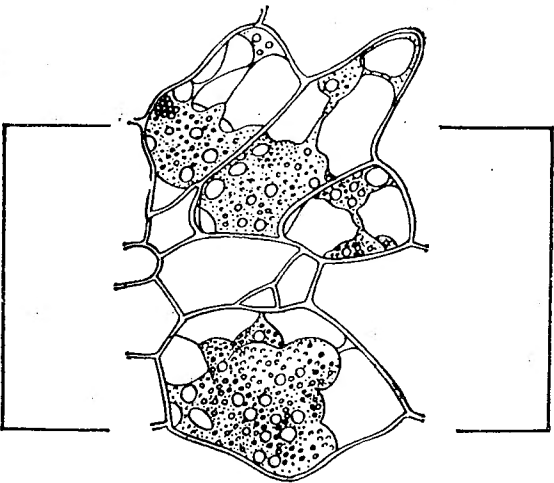
1-е издание выходило под названием «Жизнь растений»

М 4306021000-242
103(03)-91 подписное

ББК 28.5

ISBN 5-09-002841-9 (т. 2)
ISBN 5-09-002842-7

© Горленко М. В. и другие, 1991



В этом томе описана небольшая, но интересная группа близких к грибам организмов — *слизевиков*, или *миксомицетов* (Mухомусота), которая во многих современных системах рассматривается как самостоятельный отдел. Вегетативные тела слизевиков представлены плазменной массой с большим количеством ядер, не одетой оболочкой. Такие тела называют п л а з м о д и я м и.

Плазмодий — сложное образование. В его составе около 75% воды, а из остальной части около 30% белков; кроме того, в нем содержится гликоген, или животный крахмал, и пульсирующие вакуоли. Некоторые слизевики характеризуются наличием большого количества извести (до 28%) или других включений. У большинства слизевиков в плазмодии находятся пигменты, придающие им самые различные окраски: ярко-желтую, розовую, красную, фиолетовую, почти черную. При этом окраска плазмодия постоянна для данного вида слизевика, но на ее интенсивность очень влияют реакция среды, освещение, температура, питание и другие факторы окружающей среды. Предполагают, что некоторые пигменты представляют собой фоторецепторы, играющие важную роль в развитии слизевиков. Это связано в первую очередь с положительным фототаксисом во время движения плазмодия к местам, благоприятным для образования спороношения и рассеивания спор.

Размеры плазмодиев у слизевиков разных видов могут быть самые различные, от микроскопически малых (например, *Echinostelium minutum*, *Clastoderma debaryanum*) до очень больших. Например, у *фулиго* (*Fuligo*) плазмодий может вырасти до нескольких десятков сантиметров в диаметре. Именно такой, большой, ярко-желтый, пенистый, пышный плазмодий этого слизевика изображен в «Жизни растений» К. А. Тимирязева. Вообще плазмодий почти всех слизевиков в течение жизни увеличивается в размерах, и иногда очень быстро, конечно, при наличии благоприятных условий. Так, плазмодий слизевика много-

голового (*Physarum polycephalum*) диаметром 1 см за неделю достиг размера 25 см²!

Основную массу видов слизевиков составляют сапротрофные формы, живущие главным образом в лесах, где-нибудь в глубине гнилых пней, под опавшей корой или опавшими листьями, в трещинах и щелях замшелых колод. До поры до времени плазмодий находится в темноте и питается, главным образом впитывая всей своей поверхностью органические вещества из окружающей его влаги. Но, кроме этого, плазмодий может активно захватывать и твердые пищевые частицы, и живых бактерий, амёб, жгутиковых, мицелий и споры грибов. Собственно поэтому слизевики нельзя считать чисто сапротрофными организмами.

Плазмодий активно перемещается в направлении источников пищи, т. е. обладает положительным т р о ф о т а к с и с о м. Он движется в направлении более влажных мест и навстречу току воды (положительные г и д р о - и р е о т а к с и с ы). Пользуясь этой особенностью плазмодия, его можно «выманить», например, из пня. Для этого нужно поместить от края пня в глубь его наклонно полоску стекла, а сверху нее положить фильтровальную бумагу, конец которой погрузить в сосуд с водой. Ток воды может вызвать вползание плазмодия по стеклу, тогда можно не только рассмотреть его под микроскопом, но и проследить, с какой скоростью он перемещается.

Движущие силы токов плазмы в плазмодии еще сравнительно мало изучены. Однако существует предположение, что движение связано с изменением вязкости специального белка — миксомиозина — при взаимодействии с АТФ. АТФ (аденозинтрифосфат) используется во всех реакциях обмена любой клетки живого организма, требующих затраты энергии. Наличие миксомиозина, так же как и АТФ, непосредственно доказано в плазмодии слизевика многоголового. Интересно, что, по-видимому, реакция этих двух веществ протекает так же, как реакция АТФ с актомиозином в мышцах животных и человека.

В прозрачном прикраевом слое цитоплазмы, свободном от органелл, с помощью электронного микроскопа были обнаружены чрезвычайно тонкие нити, находящиеся в непосредственном контакте с оболочкой. Было высказано предположение, что сокращение этих нитей также связано с токами цитоплазмы и движением плазмодия. Токи цитоплазмы в плазмодии можно непосредственно наблюдать под микроскопом. При этом в направлении движения у плазмодия возникают выросты, напоминающие псевдоподии простейших животных, и общий объем цитоплазмы всегда оказывается большим на переднем по движению конце плазмодия. Такая полярность плазмодия, по-видимому, тесно связана с концентрацией калия, т. е. большие концентрации возникают на переднем конце мигрирующего плазмодия.

Измерена скорость движения плазмодия. Она довольно значительна, достигая 0,1—0,4 мм/мин.

Интересно, что при неблагоприятных условиях (большая сухость субстрата, низкие температуры, отсутствие пищи и т. п.) плазмодий может превращаться в утолщенную, твердеющую массу — склероций. Такие склероции могут очень длительно сохранять жизнеспособность и опять превращаться в плазмодий. Известен случай превращения в плазмодий склероции слизевика фулиго, пролежавшего в гербарии 20 лет!

Проследить в природной обстановке цикл развития какого-нибудь слизевика — увлекательное занятие не только для биолога, но для всякого человека, любящего природу. Оказывается, в какой-то момент жизни, определяемый окружающими условиями и главным образом соответствующим состоянием самого плазмодия, отрицательный фототаксис у него меняется на положительный и он сам выползает на поверхность, к свету. Вот тут и можно найти на пнях или просто на земле, на мху слизистые массы различных окрасок — плазмодии. Можно наблюдать за дальнейшим развитием плазмодия на месте или очень бережно, стараясь не повредить, взять его с собой вместе с субстратом, на котором он был найден. Буквально на глазах начнутся чудесные превращения. Весь плазмодий преобразуется в спороношения, различные у разных видов слизевиков. Иногда этот процесс длится всего несколько часов, иногда занимает примерно двое суток.

Интересно, что некоторые группы слизевиков предпочитают какой-то определенный субстрат для формирования спороношения. Так, виды рода *бадамия* (*Badhamia*) плодоносят большей частью на коре гнилых деревьев, виды рода *крибрия* (*Cribraria*) выбирают древесину хвойных деревьев, виды рода *дидимий* (*Didymium*) предпочитают отмершие листья, а большинство видов рода *трихия* (*Trichia*) — мертвую древесину (табл. 1).

Самое простое спороношение представляет собой нечто вроде подушечки или лепешки. При его формировании плазмодий, не меняя формы, одевается перепончатой или хрящевой оболочкой. Более сложные спороношения представляют собой отдельные или скученные плодовые тела, на ножках или без них (сидячие). У многих эти спороношения очень красивы, особенно при рассмотрении в лупу или под бинокляром.

У некоторых слизевиков вначале закладываются отдельные спороношения, но на ранних стадиях развития они сливаются вместе и одеваются одной общей оболочкой. Такие образования называются **э т а л и я м и**.

Внутри спороношений развиваются споры. Когда оболочка зрелого спороношения разрывается, споры рассеиваются по воздуху. Таким образом становится понятным выход плазмодия на поверхность перед образованием спороношения. Для образования его необходим свет, а зрелые споры должны распространяться и заселять новые подходящие местообитания.

У многих слизевиков в спороношении имеются особые нити — **к а п и л л и ц и й**. Они имеют различное строение: ветвистые, неветвистые, в виде полых трубочек, сплюснутые, похожие на нежную сеть или каркас. Так как на их поверхности большей частью имеются утолщения в виде колец, спиралей, шипиков, бородавок, то они способны к гигроскопическим движениям. У большинства слизевиков они упруго свернуты внутри спороношения, а при вскрытии его выпрямляются, как пружина, меняют положение при изменении влажности воздуха, таким образом разрыхляют споровую массу и содействуют рассеиванию спор.

При благоприятных условиях споры прорастают. Для этого в первую очередь необходима жидкая среда. Если условия неблагоприятны, споры могут очень долгое время, даже несколько десятков лет, сохранять жизнеспособность, не прорастая. На электронных микрографиях спор *Didymium nigripes* обнаруживаются два слоя (внутренний, более тонкий, целлюлозный, и наружный — хитиновый), а у *Physarum gulosum* таких слоев имеется даже три. Видимо, наличие такой оболочки обеспечивает большую сохранность жизнеспособности спор.

Если спора прорастает в воде или в питательном растворе, то из пор, имеющихся в оболочке или при разрыве ее, выходят одна, две, иногда даже четыре или восемь зооспор с двумя жгутиками на переднем, суженном конце. Второй жгутик очень короткий, часто согнутый, и появляется он не сразу, поэтому не всегда обнаруживается. В случае прорастания споры просто на влажной поверхности жгутики не вырабатываются и из споры выходят маленькие амёбы, так называемые миксамёбы. Количество миксамёб в среде может увеличиваться, так как они могут раз-

множаться, продолжая делаться. Интересно, что зооспоры могут превращаться в амёбы, и наоборот.

При достижении некоторой критической для данных условий концентрации зооспор или миксамёб наступает половой процесс, т. е. они сливаются попарно задними концами (зооспора с зооспорой, амёба с амёбой или зооспора с амёбой). Как раз подвижность зооспор, по-видимому, может способствовать нахождению подходящего партнера.

Возникает миксамёба с диплоидным ядром, представляющая собой начало развития нового плазмодия. Ядро его делится без редукции числа хромосом (митотически). Немедленно после митоза в плазмодии начинается синтез ДНК, продолжающийся в течение 1—2 ч. Таким образом в плазмодии увеличивается масса ядерного вещества, ядра синхронно делятся, и плазмодий становится многоядерным, т. е. тем самым диплоидным плазмодием, с которого мы начали рассмотрение жизненного цикла слизевиков.

Если на стадии амёбы или зооспоры условия среды станут неблагоприятными, и те и другие могут превращаться в цисты и так сохраняться, пока условия не изменятся.

Следует заметить, что маленькие диплоидные плазмодии могут сливаться друг с другом. Это замечательное явление, ранее толковавшееся как механизм образования плазмодия, имеет весьма существенное значение, так как говорит о вероятном существовании в одном плазмодии ядер различного происхождения, т. е. о возможном **г е т е р о к а р и о з е** (разнокачественности ядер). Вероятность слияния плазмодиев, имеющих ядра разной генетической структуры, подтверждается тем, что в плазмодии слизевика *Didymium nigripes* обнаружены ядра с различным количеством ДНК, пloidностью и размерами.

Образовавшийся плазмодий уходит куда-нибудь в глубину пня или под листья, начинает перемещаться, питаться, расти до поры нового спороношения.

В настоящее время многие слизевики удается не только культивировать на искусственных питательных средах, но примерно более 70 видов из них осуществляют в этих условиях весь цикл развития. Поэтому слизевики очень ценны как объекты для различного рода исследований: биохимических, биофизических, физиологических, цитологических и генетических.

Большинство слизевиков — космополиты, т. е. распространены повсеместно, и только некоторые приурочены к тропическим и субтропическим областям, как, например, *Physarum nicaraguense* и *Physarum javanicum*. С другой стороны, имеются виды, не встречающиеся за пределами умеренных зон. Таков слизевик *Hemitrichia clavata*. Немногие виды распространены в альпийских и субальпийских областях (например, *Diderma al-*

pinum, *Lepidoderma granuliferum*, *Lamproderma carestiae*).

Среди наиболее широко распространенных слизевиков можно назвать вид ликогала — *Lycogala epidendrum*. Его кораллово-розовый плазмодий образует на мертвой древесине спороношения в виде шариков или горошин от нескольких миллиметров до 1,5 см в диаметре. Вначале они имеют такую же кораллово-розовую окраску, и, если их раздавить, из них вытекает жидкое содержимое такого же цвета (в народе эти спороношения называют «волчье вымя»). Постепенно оболочка спороношения (**п е р и д и й**) буреет, утончается, делается хрупкой и покрывается бородавочками. Наверху образуется отверстие, из которого начинают при малейшем толчке вылетать массы мельчайших спор в виде облачка, заметного простым глазом. Рассеиванию их способствует наличие ветвящегося, уплощенного капиллидия с попережными складками на поверхности. По внешнему виду такое спороношение очень похоже на обычные грибы-дождевики, внутри которых так же находятся и споры, и капиллидий. Не удивительно поэтому, что, не зная процесса развития этого слизевика, отличного от развития дождевиков, и основываясь на чисто внешнем сходстве, этот слизевик, описанный в XVII в., был отнесен тогда же к грибам, среди которых этот и другие виды слизевиков оставались до середины прошлого столетия. В это время в лаборатории ботаника и миколога А. де Бари был разработан метод онтогенеза, т. е. метод изучения полного цикла развития представителей низших растений. Таким образом была установлена связь между плазмодимальной стадией и спороношением слизевиков. В результате своих работ по слизевикам де Бари пришел к заключению, что они стоят гораздо ближе к амёбодным простейшим животным, чем к грибам. Эту точку зрения разделяют некоторые современные исследователи. Однако большинство микологов считают слизевики не тождественными, но близкородственными к грибам, среди которых также имеются представители с вегетативными телами, выраженными как голая плазменная масса.

К вопросу о происхождении слизевиков мы еще вернемся, а сейчас приведем очень краткие описания некоторых слизевиков из наиболее часто встречающихся.

Род слизевиков с экзогенно (наружно) образующимися спорами (односпоровыми спорангиями) — *цератиомикса* (*Ceratiomixa*), а один из широко распространенных видов этого рода — *Ceratiomixa fruticulosa*. Плазмодий его прозрачные, бесцветные или желтоватые, а возникающие из них спороношения снежно-белые, очень нежные; они представляют собой пучки колонок или сосочков высотой 1—2 мм, поверхность которых покрыта спорами, сидящими на тонких ножках (табл. 1).

По количеству известных видов (более 80) первое место среди слизевиков занимает род *физарум* (*Physarum*, табл. 2).

Плазмодии представителей рода физарум бесцветные или окрашены в желтые либо оранжевые тона. Спороношения очень разнообразны по окраске и строению, сидячие или на ножках, открывающиеся неправильными разрывами оболочки. Для них характерно наличие известия в оболочке и в узлах капиллиция.

На древесине часто встречаются виды рода *стемонитис* (*Stemonitis*). Их плазмодий, белый или лимонно-желтый, преобразуется в спороношение в виде тесно скупенных изящных «перышек», представляющих собой спорангии удлинённой формы, которые имеют ножку, продолжающуюся в колонку внутри спорангия. Тонкая сеть капиллиция соединена с колонкой. Перидий (оболочка спорангия) исчезает очень рано, и остается сеть капиллиция, коричневая от покрывающих ее спор (табл. 2).

Спороношения видов рода *арцирия* (*Arcyria*) также красивы и изящны. Они отличаются более яркими окрасками (например, карминово-красной, желто-бурой) сети капиллиция, выходящей из «чашечки» — остатка перидия в верхней части ножки (табл. 1).

Очень эффектны спороношения *Leocarpus fragilis*. Они похожи на крошечные сливы с темной, блестящей, как бы лакированной оболочкой (табл. 2).

Все указанные здесь примеры не исчерпывают разнообразия в строении слизевиков и могут дать

только некоторое представление об отдельных родах, встречающихся повсеместно.

Кроме вышеописанных, имеется еще одна очень важная группа слизевиков — внутриклеточные паразиты растений. Вегетативное тело их представлено также плазменной массой с большим количеством ядер, преобразующейся затем в споры. В отличие от свободноживущих сапротрофных слизевиков они не образуют никаких специальных спороношений, так как местом для спор служит оболочка клетки растения-хозяина.

Важнейший представитель этой группы — возбудитель килы капусты и других крестоцветных — *плазмодиофора* (*Plasmodiophora brassicae*). Корни больного растения имеют необычный, уродливый вид (рис. 1). Они вздуты, и их общая масса составляет около половины общей массы растений вместо $\frac{1}{30}$ — $\frac{1}{70}$ у здоровых растений. Если разрезать корни, находящиеся на ранней стадии заражения, то в некоторых клетках их видны миксамебы или плазмодии слизевика. На поздней стадии заражения эти клетки корня оказываются буквально набитыми мелкими круглыми спорами, на которые распался плазмодий.

Интересно, что клетки корня, содержащие паразитов, сильно увеличиваются в размерах по сравнению с нормальными и, кроме того, усиленно делятся, в результате чего образуется опухоль. Если, например, заражается капустная рассада, кочаны могут совсем не образоваться, а при заражении взрослых растений капусты кочаны недоразвиваются. Корни, гнивая, освобождают мас-

су спор, попадающих в почву. Распространению спор в почве способствуют дождевые черви, различные почвенные насекомые, токи воды и т. п. Человек также может содействовать их расселению и переносу на новые места, например, применяя в качестве удобрения навоз животных, которым скормливался зараженный турнепс. В почве споры могут долго сохраняться, прорастая при благоприятных условиях; выходящие из них дву-жгутиковые зооспоры или образующиеся из зооспор миксамебы заражают новые растения, главным образом через корневые волоски. Внутри клеток корня, при слиянии миксамеб и последующих митотических делениях ядра, образуются многоядерные плазмодии.

Это заболевание капусты было известно издавна и наносило большой ущерб овощеводству. Так, в иные годы погибало более половины урожая капусты. Однако причину болезни искали то в повреждениях насекомыми, то в неблагоприятных условиях почвы и т. п.

В 1872 г. Санкт-Петербургское общество садоводства объявило премию за выяснение причин болезни и разработку мер борьбы с ней. Независимо от объявленного конкурса изучением загадочного заболевания капусты занялся М. С. Воронин, который описал уже в 1875 г. в главных чертах цикл развития возбудителя капустной килы и предложил меры борьбы с паразитом (прожигание почвы в парниках, отбор рассады, плодосмен). Эта работа М. С. Воронина вошла в фонд классических исследований по болезням растений.

Многие детали были впоследствии уточнены работами русских и зарубежных исследователей. В частности, были выяснены условия, особенно благоприятствующие прорастанию спор и заражению растений: высокая влажность почвы (в пределах 80—90% полной влагоемкости), температура почвы 18—24 °С, pH 6,0—6,5 и т. д.

Особенно вредоносна кила капусты в европейской части СССР (на подзолистых почвах Печерноземной зоны). Однако в последние годы болезнь обнаружена в ряде восточных районов (Сибирь, Дальний Восток) и в некоторых южных районах (Азербайджан и др.), особенно при выращивании капусты в поймах рек.

Оказалось, что *Plasmodiophora brassicae* может поражать примерно 200 видов культурных и дикорастущих крестоцветных. Возможно, последние могут служить местом резервации паразита.

Другой представитель этой группы, также имеющий практическое значение, — возбудитель порошистой парши картофеля — *спонгоспора* (*Spongospora solani*), поражающая клубни, корни, реже столоны картофеля, томаты и другие виды пасленовых. Многоядерные плазмодии, локализуясь в покровных клетках клубня картофеля, образуют там губчатые комочки плотно спаянных спор. Пораженные клетки отделяются от нижележащей ткани клубня слоем пробки. Вначале поражен-

ный участок имеет вид бугорка на клубне. Потом на этом месте кожица клубня звездчато разрывается и образуется язвочка с коричневым порошистым содержимым из скопления губчатых комочков спор. Корневая форма имеет вид небольших белых желвачков, потом темнеющих и распадающихся. В почве из спор выходят зооспоры, проникающие в корневые волоски или непосредственно в клетки эпидермиса. Если язвочки находятся вблизи ростков, то последние могут не развиваться. Кроме того, в эти язвочки могут попадать микробы, разрушающие клубень.

Заболевание известно почти во всех странах умеренного пояса. В СССР оно распространено в Белорусской ССР и Ленинградской области. Главные меры борьбы — соблюдение севооборотов и отбор здоровых клубней для посадки.

Очень интересна среди низших организмов группа акразиевых (*Acrasieae*), развивающихся главным образом на навозе. На определенной стадии развития акразиевые внешне очень похожи на плазмодии и, как и слизевики, образуют спороношения. Однако при знакомстве с циклом развития их становится ясно, что это сходство чисто внешнее. Во-первых, у них совершенно отсутствует подвижная жгутиковая стадия — зооспоры. Во-вторых, плазмодий у них не настоящий. В вегетативной фазе развития акразиевые похожи на амеб, многие передвигаются при помощи псевдоподий, размножаются делением, и количество их таким образом увеличивается. Когда истощаются запасы пищи, амёбы сползаются вместе и сливаются в общую массу, не теряя при этом своей индивидуальности, т. е. слияние это не полное. Эта единая масса амёб, внешне очень напоминающая плазмодий, называется псевдоплазмодием.

Сходство акразиевых со слизевиками увеличивается и в том, что псевдоплазмодии некоторых акразиевых начинают активно двигаться (мигрировать) и затем образуют спороношения. У наиболее известного представителя акразиевых — *Dictyostelium discoideum*, встречающегося на навозе, — спороношение белого цвета, ножка прямая, длиной 3—8 мм, несущая на вершине шаровидную головку спор диаметром 0,2—0,3 мм. При формировании спороношения одни амёбы превращаются в клетки ножки, а другие, вползая по ним кверху, образуют споры. И те и другие вырабатывают при этом целлюлозные оболочки (рис. 2).

У *Polysphondilium violaceum* спороношение фиолетового цвета, длинная ножка мутовчато ветвится и каждая веточка кончается споровой головкой удлинённой формы (рис. 2). При прорастании из спор снова выходят амёбы.

Многие акразиевые хорошо развиваются в культуре. Например, *Dictyostelium discoideum* проходит весь цикл развития за 3—4 суток, если его посеять на агаризированный отвар сена с бакте-

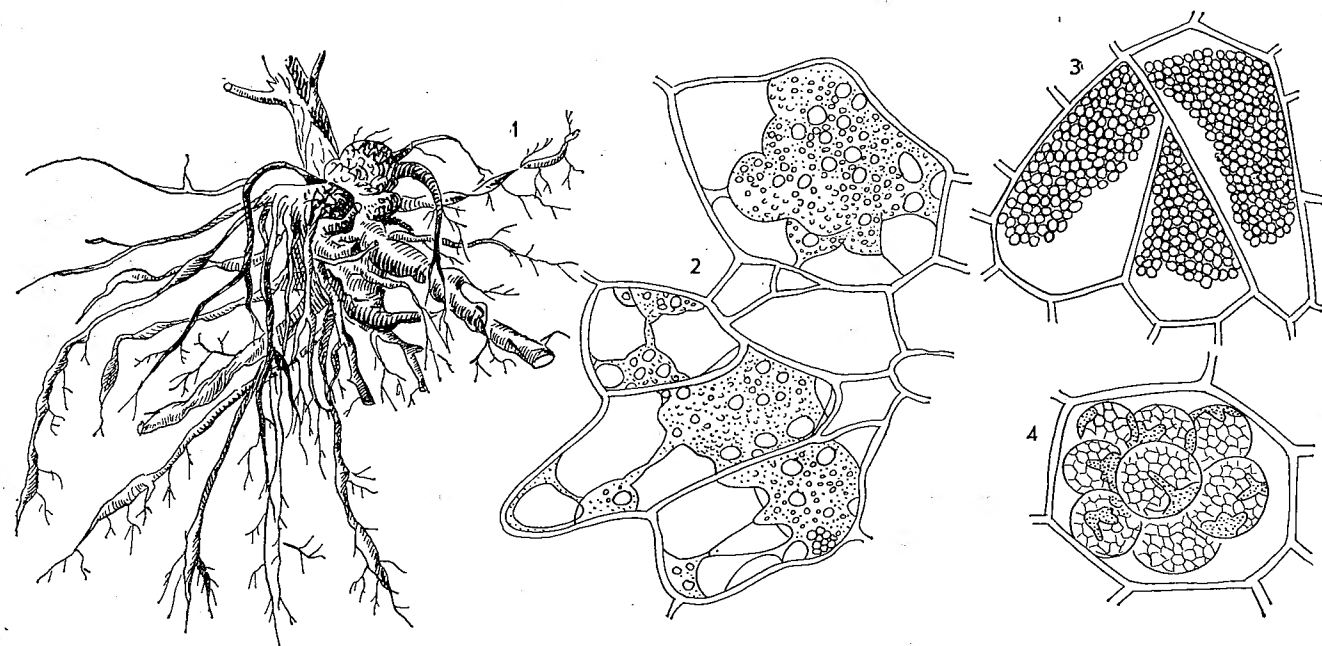


Рис. 1. Кила капусты и порошистая парша картофеля:
1 — общий вид пораженных корней; 2 — клетки корня с плазмодием возбудителя килы; 3 — клетки корня со спорами паразита; 4 — губчатые комочки спор возбудителя порошистой парши картофеля в тканях клубня.

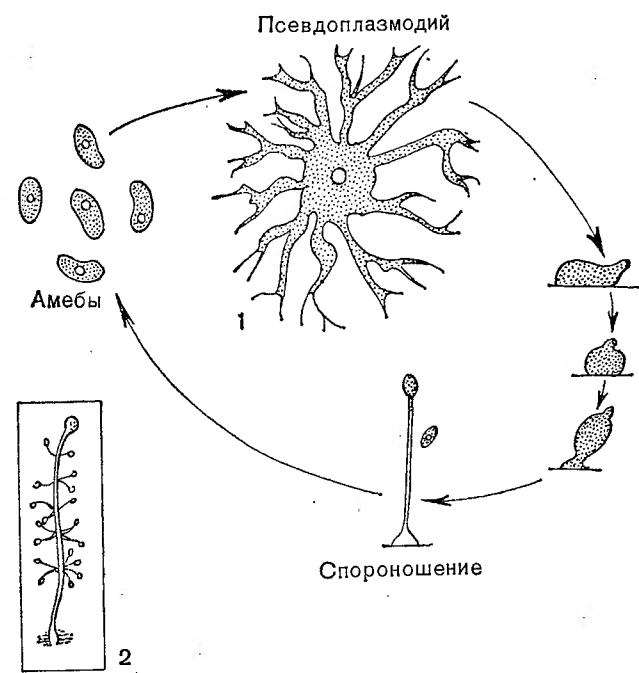


Рис. 2. Акразиевые:
1 — *Dictyostelium discoideum*, фазы развития; 2 — *Polysphondylium violaceum*, спороношение.

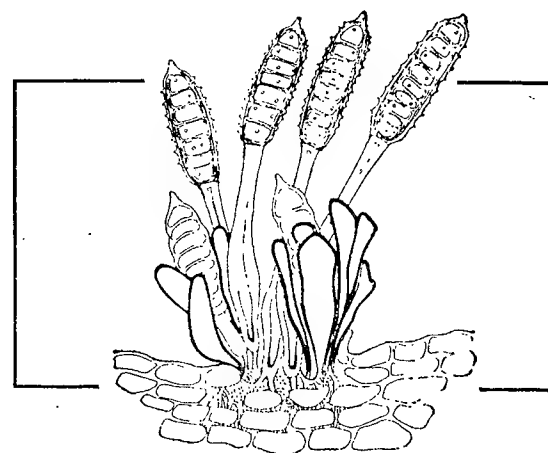
рией кишечной палочкой (*Escherichia coli*). Это делает их очень удобными объектами для различного рода исследований.

Мы рассмотрели три группы внешне похожих организмов. Но имеются ли у них родственные связи или общие предки? Сапротрофные слизевики правильнее всего считать самостоятельной ветвью развития, возникшей из простейших жгутиковых и рано обособившейся в процессе эволюции. Их плазмодий можно рассматривать как результат приспособления к наземной жизни, так как у многих современных бесцветных и окрашенных жгутиковых в определенных условиях, например при подсыхании водоемов, в которых они живут, также возникает плазмодий. Появление спороношения в цикле развития представляет дальнейший шаг эволюции в сухопутных условиях.

К сапротрофным слизевикам тесно примыкают паразитные слизевики, отличающиеся главным образом отсутствием морфологически обособленных спороношений, что можно объяснить их образом жизни в качестве внутриклеточных паразитов.

Что касается акразиевых, то вероятнее всего предположить их родство со свободноживущими амебами. Однако своеобразие этой группы представляет еще очень много загадочного!

ОТДЕЛ ГРИБЫ МУСОТА



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРИБОВ

(СТРОЕНИЕ ГРИБОВ)

Грибы — обширная группа организмов, насчитывающая около 100 тыс. видов. Они занимают особое положение в системе органического мира, представляя особое царство, наряду с царствами животных и растений. Они лишены хлорофилла и поэтому требуют для питания готовое органическое вещество (их называют гетеротрофными). По наличию в обмене мочевины, хитина в оболочке клеток, запасного продукта — гликогена, а не крахмала — они приближаются к животным. С другой стороны, по способу питания путем всасывания (адсорбтивное питание), а не заглатывания пищи, по неограниченному росту они напоминают растения.

Грибы весьма разнообразны по внешнему виду, местам обитания и физиологическим функциям. Однако у них есть и общие черты. Основой вегетативного тела грибов является мицелий, или грибница, представляющая собой систему тонких ветвящихся нитей, или гиф, находящихся на поверхности субстрата, где живет гриб, или внутри него. Обычно грибница бывает весьма обильна, с большой общей поверхностью. Через нее осмотическим путем происходит всасывание пищи. У грибов, условно называемых низшими, грибница не имеет перегородок (неклеточная); у некоторых тело представляет голый протопласт; у остальных грибница разделена на клетки.

Клетка грибов в большинстве покрыта твердой оболочкой — клеточной стенкой. Ее нет у зооспор и вегетативного тела некоторых простейших грибов. Внутри от клеточной стенки расположена цитоплазматическая мембрана, окружающая внутреннюю часть клетки — протопласт (рис. 3).

Клеточная стенка на 80—90% состоит из содержащих азот и безазотистых полисахаридов. Кроме того, в ее составе в небольшом количестве имеются белки, липиды и полифосфаты. У большинства грибов основным полисахаридом является хитин, а у оомицетов — целлюлоза.

В цитоплазме гриба содержатся структурные белки и не связанные с органоидами клетки ферменты, аминокислоты, углеводы, липиды. В грибной клетке есть органеллы: митохондрии (сходные в основном с таковыми у высших растений), лизосомы с протеолитическими ферментами, осуществляющими расщепление белков. В клетке гриба есть вакуоли, содержащие запасные питательные вещества — волютин, липиды, гликоген, а также жиры, в основном ненасыщенные жирные кислоты. Крахмала нет.

В грибной клетке имеется от одного до нескольких ядер. У ядра двойная мембрана, ядрышко и хромосомы, содержащие дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК).

Гифы, из которых образуется мицелий, имеют верхушечный рост и обильно ветвятся. Ветви у

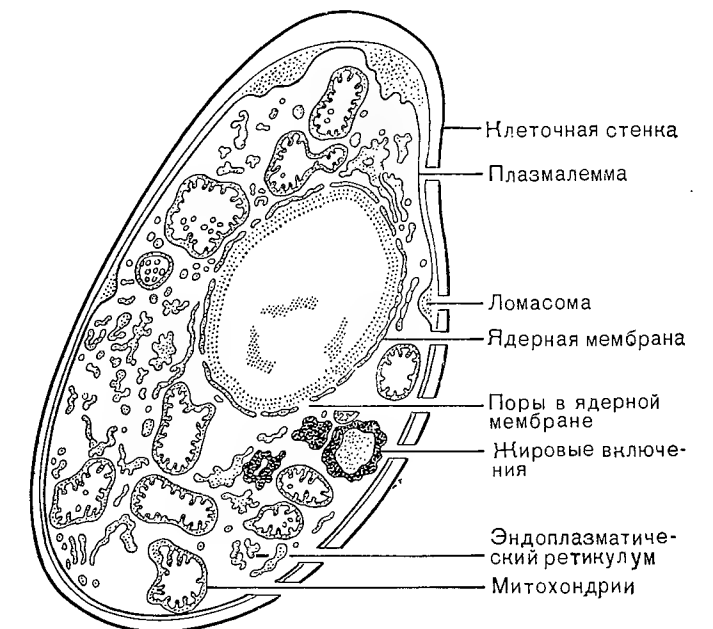


Рис. 3. Грибная клетка.

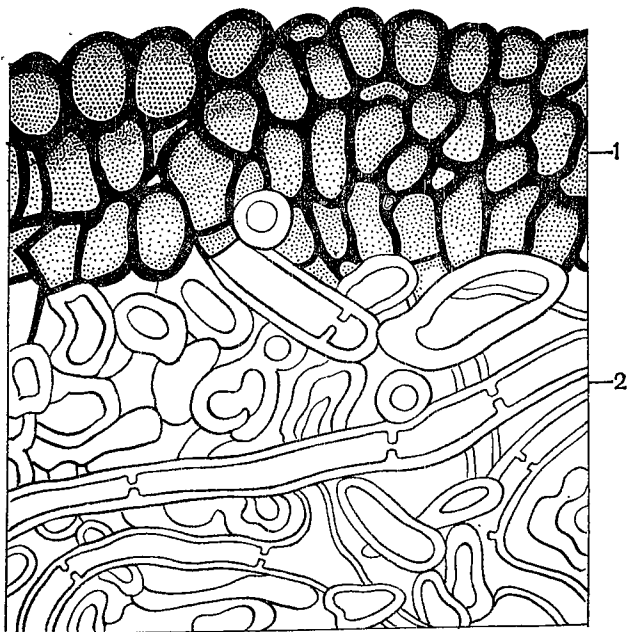


Рис. 4. Ложная ткань гриба:
1 — наружный слой; 2 — внутренний слой.

них тем моложе, чем ближе расположены к растущей вершине. При образовании органов спороношения, а часто и в вегетативных органах грибные нити плотно переплетаются, образуя ложную ткань, или плектенхиму (рис. 4). Она отличается от настоящей ткани своим происхождением. Ложная ткань грибов образуется путем переплетения нитей грибицы, а у высших растений — в результате деления клеток по всем направлениям. Под микроскопом плектенхима нередко напоминает обычную паренхиму, причем иногда в ней наблюдается известная дифференцировка на кроющую, проводящую и т. п.

Как указывалось, у большинства хитридиевых грибов мицелий отсутствует, и тогда тело их представлено голым протопластом. У других хитридиевых, а также у оомицетов, большинства зигомицетов он лишен перегородок, хотя иногда достигает больших размеров, представляя, по существу, одну гигантскую клетку со многими ядрами. У остальных грибов гифы мицелия имеют поперечные перегородки, делящие их на клетки, часто многоядерные.

Параллельное соединение гиф образует мицелиальные тяжи, хорошо заметные при основании крупных плодовых тел. По ним притекают вода и питательные вещества.

У некоторых грибов (особенно у опенка и домашних грибов) тяжи более мощные, их называют ризоморфами (они достигают нескольких метров длиной и нескольких миллиметров толщиной). У ризоморфов стенки наружных гиф темного цвета, а внутренние гифы обычно белые. Назна-

чение ризоморфов то же, что и тонких тяжей, причем в некоторых случаях внутри ризоморфа имеются особые проводящие трубки — широкие гифы, напоминающие сосуды высших растений. Особый вид видоизменения мицелия представляют склероции — плотные переплетения гиф. Склероции богаты запасными питательными веществами и помогают грибу переносить неблагоприятные условия зимой, во время засухи и т. п. Склероции снаружи обычно темные, округлые или неправильной формы, от очень мелких до 30 см в диаметре. Из склероциев развиваются или мицелий, или органы плодоношения.

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

У грибов различают вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение может осуществляться при отделении от основной массы мицелия его частей, которые могут развиваться самостоятельно. Кроме того, на мицелии могут развиваться артроспоры (оидии) и хламидоспоры (рис. 5). Артроспоры образуются в результате распада гиф на отдельные короткие клетки, каждая из которых дает начало новому организму. Хламидоспоры образуются примерно так же, но они имеют более толстую темноокрашенную оболочку. Они хорошо переносят неблагоприятные условия и прорастают чаще всего мицелием.

Вегетативное размножение возможно также путем почкования мицелия или отдельных клеток, например у дрожжевых грибов. Процесс этот состоит в том, что на клетках мицелия образуются выросты (почки), постепенно увеличивающиеся в размерах. Такие почки отделяются от материнской клетки или сохраняют с ней связь, принимая вид своеобразных цепочек. Почкование особенно свойственно дрожжевым грибам, но бывает и у представителей других групп. Например, часто почкуются сумкоспоры у голосумчатых грибов и базидиоспоры некоторых головневых.

Бесполое размножение осуществляется при помощи специальных образований, называемых спорами. Споры могут развиваться внутри специальных споровместилищ (эндогенно) или на концах особых выростов мицелия — конидий (экзогенно).

У многих низших грибов бесполое размножение происходит при помощи подвижных зооспор, снабженных жгутиками и способных к самостоятельному движению в воде (рис. 6). Зооспоры развиваются в зооспорангиях. У других низших грибов споры лишены органов движения, образуются они в спорангиях, а сами споры называются спорангиоспорами. Спорангии сидят на особых, отличных от остальных, гифах — спорангионосцах, поднимающихся кверху от субстрата, на котором они развились. Такое рас-

положение спорангиев облегчает распространение спор токами воздуха, после того как они освобождаются от разрыва оболочки спорангиев.

Бесполое размножение при помощи конидий известно у сумчатых, базидиальных, несовершенных и немногих низших грибов, приспособленных к наземному существованию. Конидии одеты оболочкой, у них нет органов движения (жгутиков), распространяются они воздушными течениями, насекомыми, человеком. По воздуху конидии могут переноситься на большие расстояния. Есть сведения, что споры возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы переносились на 1000 км от источника массового их развития.

Конидии различаются по способу образования. Описание этого процесса и разных типов конидий дается в главе о несовершенных грибах. Образование их происходит на мицелии или в разного рода споровместилищах (ложе, пикниды). При прорастании конидии дают ростковую трубку, а затем гифы.

Половое размножение состоит в слиянии мужских и женских половых гамет, в результате чего возникает зигота. Гаметы эти гаплоидны, т. е. имеют половинный (непарный) набор хромосом. При образовании зиготы ядра сливаются, происходит удвоение числа хромосом и наступает диплоидная фаза с полным (парным) набором хромосом. У низших грибов половой процесс состоит в слиянии одинаковых и разных по размерам подвижных гамет (соответственно изогамия или имеет место оогамный половой процесс. В последнем случае развиваются женские (оогонии) и мужские (антеридии) половые органы (рис. 7). В оогониях развивается несколько яйцеклеток или одна из них. Оплодотворение яйцеклетки происходит или сперматозоидами, или выростом (отрогом) антеридия, переливающим в оогоний свое содержимое. У низших грибов половой продукт (ооспора) прорастает в спорангий со многими в нем спорами.

У грибов-зигомицетов половой процесс состоит в слиянии двух, чаще внешне не различимых клеток на концах мицелия (зигогамия). У многих из них сливаться могут лишь клетки, имеющие разные половые знаки, условно обозначаемые + или —, хотя внешне и одинаковые. Это явление названо гетероталлизмом (раздельнополостью). Открыто оно было у мукоровых грибов, а в настоящее время известно у грибов из многих систематических групп.

У сумчатых грибов половой процесс состоит в оплодотворении выростом антеридия женского полового органа — архикарпа — с недифференцированным на яйцеклетки содержимым. Архикарп образован из аскогона и трихогин, через которую и переливается в аскогон содержимое антеридия. При этом мужские и женские ядра соединяются попарно (но не сливаются), образуя дикарионы. После опло-

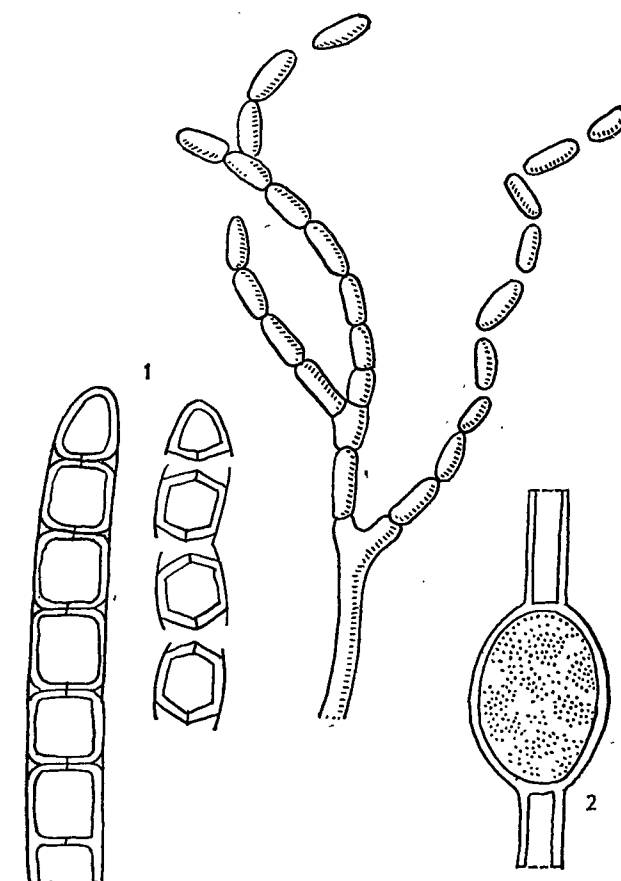


Рис. 5. Вегетативное размножение грибов:
1 — артроспоры; 2 — хламидоспора.

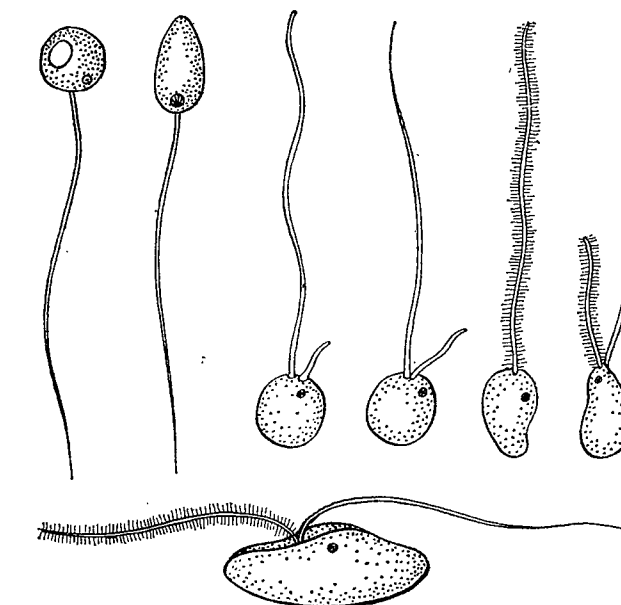


Рис. 6. Типы жгутиков у зооспор грибов.

дотворения из аскогона развиваются выросты — аскогенные гифы. На их концах после слияния ядер (кариогамии) образуются сумки, или аски, и в них сумкоспоры, или аскоспоры. Перед образованием аскоспор происходит редукционное деление. Сумки тем или иным путем оказываются заключенными в плодовые тела — клейстотеции, перитеции, апотеции, псевдотеции. Половой процесс у сумчатых грибов может идти и иным путем, но всегда заканчивается образова-

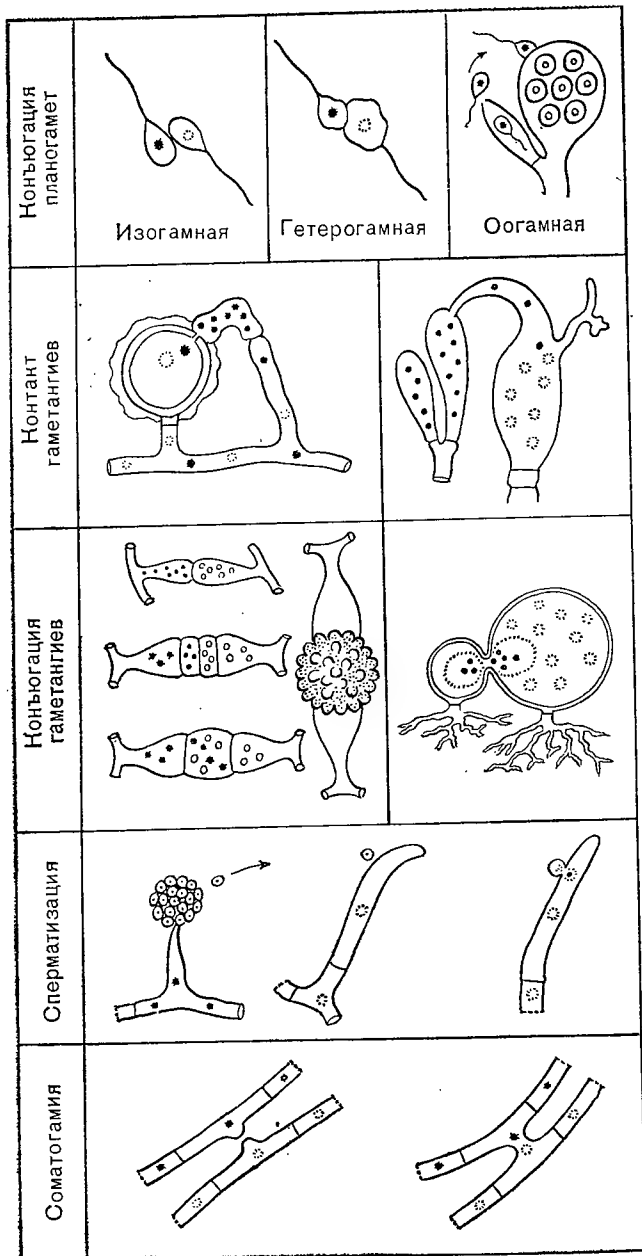


Рис. 7. Типы полового процесса у грибов.

нием сумки (подробнее см. главу о сумчатых грибах, с. 83).

Для базидиальных грибов характерен половой процесс, называемый соматогамия. Он состоит в слиянии двух клеток вегетативного мицелия. Половой продукт — базидия, на которой образуются 4 базидиоспоры, попарно с разными половыми знаками. Базидиоспоры гаплоидны, они дают начало гаплоидному мицелию, который недолговечен. Путем образования анастомозов между нитями мицелия или другим путем происходит слияние гаплоидных мицелиев и образование дикариотического мицелия, на котором происходит образование базидий с базидиоспорами.

У несовершенных грибов, а в некоторых случаях и у других половой процесс заменяется гетерокариозом (разноядерностью) и парасексуальным процессом. В первом случае при наличии в клетках нескольких часто генетически неоднородных ядер происходит переход их, ядер, из одного отрезка мицелия в другой путем образования анастомозов или слияния гиф (рис. 7). Однако слияния ядер при этом не происходит. Появление в клетках отсутствующих ранее ядер является основой адаптивной изменчивости.

Парасексуальный процесс — это слияние ядер после перехода их в другую клетку. Возникающие при этом диплоидные ядра способны размножаться, причем возможна митотическая рекомбинация и за счет этого перестройка генетического материала.

В отличие от вегетативного мицелия, имеющего весьма однообразное строение, типы спороношения у грибов характерно различаются. Часто один и тот же гриб может иметь несколько спороношений: бесполое, которых иногда бывает несколько, и половые. Те и другие чередуются, следуя одно за другим. Наличие нескольких типов спороношений у одного и того же вида гриба называется плеоморфизмом. Если не знать связи между отдельными спороношениями, то каждое из них можно принять за самостоятельный вид гриба.

Для определения систематического положения гриба основное значение имеет половое спороношение: у низших грибов — форма полового процесса, число жгутиков подвижной стадии; у высших грибов — характер образования плодовых тел, их форма, строение и т. д.

СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ

В настоящее время грибы разделяют на следующие основные классы.

Хитридиомицеты (Chytridiomycetes). Мицелия не имеют, или мицелий у них зачаточный, слабо-развитый. Зооспоры и гаметы подвижные, одно-

жгутиковые. Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный.

Оомицеты (Oomycetes). Мицелий хорошо развитый, но неклеточный; зооспоры с двумя жгутиками (один гладкий, другой перистый). Половой процесс оогамный, половой продукт — ооспора.

Зигомицеты (Zygomycetes). Мицелий большей частью неклеточный. Спорангиоспоры (редко конидии) неподвижные. Половой процесс — зигогамия.

Сумчатые, или Аскомицеты (Ascomycetes). Мицелий большей частью хорошо развитый, часто имеется сумчатая и конидиальная стадии. Половой процесс обычно гаметангиогамия, половой продукт — сумки.

Базидиомицеты (Basidiomycetes). Мицелий развитый, клеточный. Половой процесс — соматогамия, половой продукт — базидия.

Дейтеромицеты, или Несовершенные грибы (Deuteromycetes). Мицелий развитый. Бесполое размножение конидиями, половой процесс неизвестен. Изменчивость грибов этого класса создается за счет гетерокариоза и парасексуального процесса.

Кроме указанных классов, имеются небольшие группы грибов с неясным систематическим положением, возводимые некоторыми учеными в ранг класса (например, трихомицеты).

Питание грибов происходит путем всасывания пищи поверхностью мицелия осмотическим путем. Для питания грибов-гетеротрофов необходимо готовое органическое вещество. Грибы, питающиеся мертвым органическим веществом, называют сапротрофами, а использующие для питания живые ткани — паразитами. Грибы, у которых преобладает сапротрофный способ питания, но при известных условиях способные также использовать для питания живые ткани, называют факультативными (необязательными) паразитами. Наоборот, грибы, у которых преобладает паразитный способ питания, но частично и не обязательно питающиеся сапротрофно, называют факультативными сапротрофами. Паразитные грибы часто распространяются в межклетниках высших растений, пуская в клетки особые присоски — гаустории (рис. 8). Эволюция паразитических свойств грибов шла в направлении от сапротрофизма к паразитизму.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Грибы широко распространены в природе на самых различных субстратах. В процессе приспособления к разным условиям жизни или использования для питания различных веществ или живых тканей образовались те или иные экологические группы грибов.

Весьма обширна группа почвенных грибов, основное местообитание которых — почва.



Рис. 8. Гаустория возбудителя фитофтороза картофеля, внедряющаяся в ткань.

Эти грибы участвуют в разложении (минерализации) органического вещества, образовании гумуса и т. п. Ближе к ним примыкают грибы, разрушающие лесную подстилку: опавшие листья, хвою. К этой группе относятся шляпочные грибы — подстилочные сапротрофы и некоторые другие.

Многие почвенные гименомицеты — микоризообразователи. В группах почвенных грибов выделяются постоянные обитатели почвы — грибы, попадающие туда только в определенный период жизни (главным образом патогенные для животных и растений виды), и грибы ризосферы растений, живущие в зоне их корневой системы.

Хищные грибы могут жить как сапротрофы, но способны улавливать и питаться нематодами — мелкими круглыми червями.

К специализированным группам грибов, живущих в почве, относят копрофилы, обитающие на почвах, богатых перегноем (навозные кучи, места скопления помета животных и т. п.); кератинофилы, приуроченные к жизни на волосах, рогах, копытах животных.

Особую группу составляют ксиллофилы — грибы, разлагающие древесину. Среди них различают разрушителей живой древесины и питающиеся мертвой древесиной (опавшие сучья, порубочные остатки и т. п.).

Характерна группа домовых грибов — разрушителей деревянных частей построек.

Известна группа водных грибов, среди которых можно выделить сапротрофы, живущие на растительных остатках, паразиты водных животных и растений, а также грибы, вызывающие обрастание деревянных частей судов, пристаней и т. п.

Грибы — паразиты растений и животных — четко выраженные группы. Среди паразитов растений можно различить микотрофные грибы (паразитирующие на грибах), паразиты высших растений, водорослей. В процессе сопротивления паразитам возникла группа микоризных грибов-симбионтов, т. е. сожителей с разными видами высших растений. В какой-то мере к своеобразной экологической группе можно отнести грибы, входящие в состав лишайников.

Среди паразитов животных известны грибы, питающиеся только тканями насекомых (энтомофилы) и использующие для питания различные ткани теплокровных.

Существуют специфические экологические группы грибов, развивающихся на различных промышленных материалах (например, на металле) и изделиях и вызывающих их повреждения (биологические повреждения), а также грибов, живущих на бумаге и изделиях из нее (книги, рукописи и т. п.).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы имеют полифилетическое происхождение, т. е. разные их классы независимо произошли от

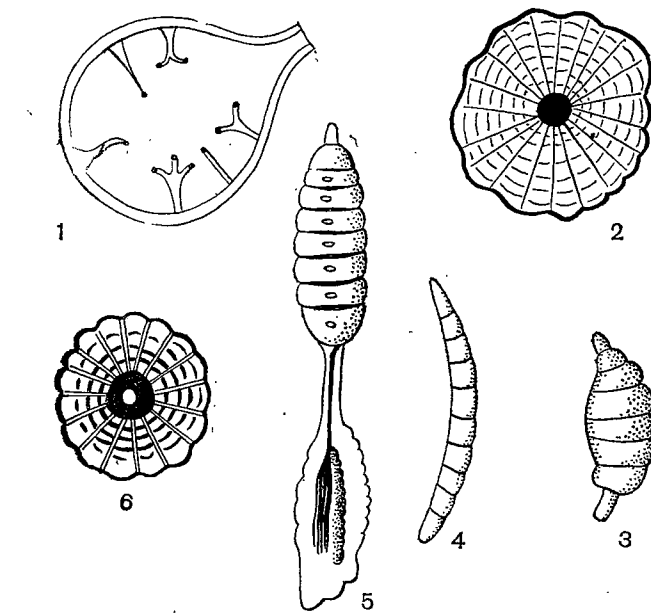


Рис. 9. Споры ископаемых грибов:

1 — близкий к сапролегниевым род ризофаритес (*Rhizophagites*); 2 — сумчатый гриб фразмотрирес (*Phragmotryrites*); 3 — близкий к роду коринеум (*Corineum*); 4 — сходный с грибами из рода гелиминтоспорий (*Helminthosporium*); 5 — телейтоспоры ржавчинного гриба из рода фразмидиум (*Phragmidium*); 6 — сумчатый гриб микротририацистис (*Microtriacistis*).

разных бесцветных жгутиковых и безжгутиковых амeboидных флагаеллат. Последние дали начало зигомицетам, из которых выводятся сумчатые и базидиальные грибы. Предшественниками хитридиевых грибов, вероятно, были одножгутиковые флагаеллаты. Оомикеты по составу клеточной оболочки, двужгутиковым зооспорам (с одним перистым и другим голым жгутиком), характеру полового процесса стоят в стороне от остальных групп грибов. Происхождение их неясно. Возможно, они произошли от разножгутиковых водорослей за счет потери хлорофилла, в связи с переходом на паразитический способ питания или от каких-то неизвестных нам жгутиковых, имеющих близкие признаки.

Современные формы грибов появились очень давно. Во всяком случае, споры грибов, напоминающие некоторые современные виды, находят в отложениях древнейших геологических эпох. Так, в отложениях мезозоя (185—70 млн. лет назад) найдены остатки грибов, близких к сапролегниевым (рис. 9) и к несовершенным рода *диплодия* (*Diplodia*). В меловых отложениях (70 млн. лет от современной эпохи) найден сумчатый гриб *Phragmotryrites locaenica* (рис. 9), а также споры грибов, близких к родам коринеум и гелиминтоспорий (рис. 9). Споры, весьма схожие со спорами современных видов ржавчинных грибов из рода фразмидиум (рис. 9), найдены в палеогене (70—20 млн. лет назад). Остатки грибов и отпечатки спор находят в толщах бурых углей, третичных углях и глинах в разных районах Советского Союза. На Чукотском полуострове в толще доледниковых отложений найдены остатки трутового гриба, близкого к современному виду *Ganoderma applanata*, широко распространенному в настоящее время на живых и мертвых стволах деревьев.

ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Грибы играют большую роль в круговороте веществ в природе, в разложении остатков животных и растений, попадающих в почву, образовании в почве органического вещества, повышении плодородия почвы.

Попадающие в почву органические остатки разлагаются наряду с бактериями и актиномицетами, почвенными микроскопическими грибами. Помимо повышения плодородия почв, разрушение органических остатков способствует очищению ее от зачатков патогенных организмов. Разложение лесной подстилки производится специальной группой шляпочных грибов — подстилочных сапротрофов. К ним относятся, например, многие говорушки, мицены, коллибии, маразмюсы и ряд других.

После осушения болот на лесной подстилке развивается разнообразная флора шляпочных сапротрофных грибов, производящих постепенную минерализацию лесной подстилки и разложение лежащих под ней слоев торфа. В конечном итоге это приводит к образованию на месте бывших торфяников весьма плодородных почв.

Грибы обычно довольно быстро заселяют древесные остатки в лесу и на порубках. Первыми поселяются деревоокрашивающие грибы, способные в дальнейшем разрушать древесину. Поэтому грибы являются важным звеном в сложном процессе разложения опавших сучьев и порубочной древесины.

Многие грибы обладают богатым ферментным аппаратом, а также образуют ряд физиологически активных веществ. Эти свойства грибов широко используются человеком. Ферменты ряда грибов применяются для различных целей: пектиназы — для осветления фруктовых соков; целлюлазы — для переработки сырья, грубых кормов, разрушения остатков бумажных отходов; протеазы — для гидролиза белков; амилазы — для гидролиза крахмала и т. д. Во Вьетнаме готовят соевые соусы при помощи ферментов некоторых плесневых грибов.

Одно из выдающихся достижений последнего времени — открытие антибиотиков. Первый антибиотик, получивший широкое применение в практике, был пенициллин — продукт жизнедеятельности одного из видов грибов-пенициллов. В медицине широко применяют препараты из склероциев спорыньи. При помощи гриба *черной плесени* (*Aspergillus niger*) в промышленном масштабе получают лимонную кислоту.

Грибы из рода фузариум продуцируют ростовое вещество — гиббереллин, получившее название от наименования сумчатой стадии их — гиббереллы фуджикуроя. Обработка растений гиббереллинами повышает их продуктивность: увеличивается завязывание ягод винограда, ускоряется время зацветания декоративных растений, быстрее отрастает трава на газонах и т. п.

Некоторые грибы паразитируют на насекомых и на других грибах. Возможно подавление развития одних грибов другими за счет выделения ими специальных веществ. Из грибов созданы препараты, применяемые для уничтожения вредных насекомых (бовеин, получивший название от гриба боверия, на основе которого он создан). Для борьбы с почвенными патогенами растений создан препарат триходермин, состоящий из спор и мицелия гриба триходерма и субстрата, на котором гриб выращивался (чаще всего торфа).

Для борьбы с белокрылкой в теплицах оказался эффективным препарат вертициллин. Для его приготовления используют гриб *Verticillium leucanii*.

С XVI в. известен культ священных мексиканских грибов, как позднее было установлено, относящихся к роду псилоцибе, их опьяняющее и наркотическое действие. Съеденные человеком грибы в сыром виде вызывают галлюцинации, сопровождающиеся веселостью, возбуждением, фантастическими видениями.

Грибы из рода псилоцибе выращены в лаборатории, и из них выделено вещество псилоцибин, вызывающее указанные явления. Вещество это сейчас синтезировано и применяется в психотерапии. Оказалось, что галлюциногены содержатся и в других грибах (красный мухомор, рожки спорыньи и др.).

Всем хорошо известно, что шляпочные грибы население широко использует как продукты питания, а некоторые из них человек специально разводит (с. 282). Во многих странах разводят шампиньоны, в некоторых странах Западной Европы — летний и зимний опенки, в странах Юго-Восточной Азии — вольвариеллу (травяной шампиньон). Сказанным выше не ограничивается польза от грибов.

Однако не все грибы приносят пользу. Многие из них весьма вредны. Из таковых наиболее известны грибы — паразиты растений, потеря урожая и порча сельскохозяйственной продукции от которых настолько велики, что борьбой с ними занимаются специальные государственные учреждения, а с некоторыми — международные организации. Наука, изучающая болезни растений, вызываемые грибами и другими организмами, называется фитопатология. О многих грибах, вызывающих болезни растений, рассказывается в настоящей книге.

Большой вред грибы наносят лесному хозяйству, поражая как растущие деревья, так и деловую древесину. По данным чешского миколога В. Рипачека, древоразрушающие грибы в среднем уничтожают 10—30% заготовляемой древесины. Грибы разрушают деревянные постройки, деревянные части других строений (домовые грибы), шпалы, фанеру.

Грибы портят смазочные масла и другие нефтепродукты, оптические изделия, лакокрасочные покрытия, вызывают коррозию металлов. Грибы разрушают книги, используя для питания клей, ткани, бумагу, кожу, краски, нитки, т. е. все вещества, составляющие книгу. Известна порча грибами произведений искусства, у которых они разрушают слой красок, грунтовое покрытие, в связи с чем разрыхляется и отслаивается красочный слой (табл. 3).

Многие грибы вредят здоровью людей и животных. Известны грибы — возбудители кожных заболеваний, волосных покровов, ногтей (стригущий лишай, парша, разного рода дерматиты). Грибы поражают легкие, особенно у молоденьких птиц (аспергиллез птиц), в ряде случаев являются причиной хронического гайморита, заболе-

ваний глаз человека, различных болезней рыб и т. п.

Очень вредоносны микотоксикозы — заболевания человека и животных, связанные с отравлением пищевых продуктов и кормов токсинами (ядами) грибов. Давно известно явление «пьяного хлеба» — заражение зерна грибами рода *фузариум*. Льняное масло, полученное с использованием грибов этого же рода, становится токсичным — «пьяное масло». Употребление в пищу зараженных зерна и масла является причиной таких заболеваний людей, как септическая ангина и урсовая болезнь (связанная с нарушением нормального роста костей у детей). Токсические свойства зерна сохраняются даже при выпечке из них хлеба. Однако яд разрушается при сушке такого хлеба (получение сухарей). Использование в 30-х годах для кормления лошадей сена и соломы на которых развивался гриб *Stachybotrys alternans*, вызвало массовое заболевание и большую гибель лошадей. Болезнь эта получила название

стахиботриотоксикоз (по имени гриба — ее возбудителя).

Очень опасна вредоносная деятельность грибов в книгохранилищах и музеях. Л. А. Белякова указывает, что различных грибов, вредящих в книгохранилищах, насчитывают до 200 видов. Они способны в течение трех месяцев разрушить от 10 до 60% волокон бумаги. Известны случаи, когда в результате деятельности грибов прочность бумаги снижалась до 50%. Все это может привести к разрушению весьма ценных книг.

Для борьбы с повреждением книг грибами проводят специальные мероприятия: организуют правильный режим хранения, используют дезинфицирующие вещества, которые входят в состав клея, и т. д.

Для борьбы с грибами, вредящими в музеях произведениям искусства, используют специальные химические средства, которыми обрабатывают как сами экспонаты, так и тару, в которой их перевозят и хранят.

ПОРЯДОК ХИТРИДИЕВЫЕ (CHYTRIDIALES)

Эти микроскопически малые грибы — самые простые по степени развития своего вегетативного тела, представленного или голой плазменной массой, или дифференцированного на основную овальную, округлую или цилиндрическую клетку и зачаточный тонкий мицелий. При этом, по всей вероятности, они не вторично упрощены вследствие того, что большинство из них — внутриклеточные паразиты растений и животных, а сохранили некоторые черты организации своих предпологаемых предков — жгутиковых. Об этом свидетельствует прежде всего наличие жгутиковой стадии в их развитии — зооспор и гамет, имеющих один гладкий, бичеобразный жгутик, прикрепленный на заднем конце и направленный назад, а также их теснейшая связь с водной средой обитания.

Большинство хитридиевых грибов — паразиты пресноводных и морских водорослей, водных грибов, высших водных растений и животных, обитающих в воде. Значительно меньшая часть развивается сапротрофно на растительных остатках и трупах животных. Многие представители этого порядка паразитируют на высших наземных растениях, однако их успешное развитие происходит только при сильном и даже избыточном увлажнении почвы.

На первых этапах истории изучения хитридиевых грибов (середина XIX в.) их зооспоры еще нередко принимали за клетки, служащие для размножения тех водных организмов, на которых они паразитировали или к которым прикреплялись, либо за зооспоры десмидиевых водорослей, либо за сперматозоиды сапролегниевых грибов и т. п.

КЛАСС

ХИТРИДИОМИЦЕТЫ CHYTRIDIOMYCETES

У хитридиомицетов вегетативное тело представляет собой или плазмодий, или зачаточный мицелий (ризомиделий), или хорошо развитый мицелий. Им свойственно бесполое размножение зооспорами с одним задним жгутиком. Половой процесс разнообразен (изогамия, гетерогамия, оогамия, хологамия). В классе 3 порядка: *хитридиевые* (Chytridiales), *бластокладиевые* (Blastocladales) и *моноблефаридовые* (Monoblepharidales).

К концу XIX в. истинная природа разнообразных представителей этой группы была уже установлена, у многих из них была прослежена и тщательно описана история развития (онтогенез).

На современном этапе изучения хитридиевых замечается возрастание интереса к этой группе грибов, поскольку расширились возможности культивирования многих из них и экспериментирования с ними, в частности изучения их физиологических свойств. Стала очевидной их роль в изменении биологической продуктивности водоемов, так как многие морские формы вызывают эпидемии водорослей, особенно диатомовых. Описаны случаи поражения морской диатомеи из рода *Licmorpha*, приводящие к гибели 50—90% всей популяции.

Особенно большое практическое значение имеют некоторые формы, паразитирующие на наземных высших растениях. Среди них хорошо изучены виды рода *ольпидиум* (*Olpidium*), например *Olpidium brassicae*, вызывающий «черную ножку» капустной рассады (табл. 4, рис. 10). Зооспора этого гриба, имеющая длинный гладкий жгутик, прикрепленный сзади, при попадании на поверхность корня одевается оболочкой, растворяет покровы хозяина и переливает свое содержимое в его эпидермальную клетку. Затем паразит может проникать и в более глубоко расположенные клетки первичной коры. Протопласта паразита в клетке хозяина долгое время не одевается оболочкой. Ядро его многократно делится, и он становится многоядерным, а затем одевается оболочкой и превращается целиком в зооспорангий. Последний образует длинное горлышко, прободящее перегородки клеток хозяина и высовывающееся наружу. Через него и выходят образующиеся в зооспорангии зооспоры, которые производят новые заражения. Такой цикл развития занимает всего несколько дней и может неоднократно повторяться.

При задержке прорастания зооспорангиев выходящие из них зооспоры могут попарно сливаться, т. е. ведут себя как гаметы. При этом половой процесс происходит между зооспорами из разных зооспорангиев.

Двужгутиковая зигота плавает некоторое время, затем садится на поверхность клетки хозяина, покрывается оболочкой и заражает растение

таким же образом, как и зооспора. Но в этом случае протопласт паразита, разрастаясь некоторое время внутри клетки хозяина, одевается толстой звездчатой оболочкой и превращается в покоящееся образование — цисту, прорастающую многочисленными зооспорами лишь после периода покоя (рис. 10). Заражение растений происходит обычно после появления семядолей или первых листьев, главным образом в парниках, в случае избыточной влажности. Стебель пораженного растения темнеет, становится тоньше, нередко загнивает. Растение поникает и обычно гибнет.

Основные меры борьбы с «черной ножкой» заключаются в том, чтобы не допускать излишней загущенности посева и избыточной влажности почвы, обеспечивать необходимую вентиляцию воздуха в парниках. При появлении болезни можно насыпать на почву слой мелкого чистого песка толщиной 2—4 см, чтобы выше места поражения могли развиваться придаточные корни, применяют также дезинфекцию почвы формалином, кипятком и т. п., используют плодосмен.

Недавно стало известно, что зооспоры ольпидиума переносят болезнетворные вирусы, вызывающие заболевание растений.

Практическое значение имеют также грибы рода ольпидиум, заражающие корни табака, клевера, горошка, льна, люцерны и некоторых других растений. У зооспор *O. trifolii*, *O. viciae* обнаружен положительный хемотаксис, т. е. движение по направлению к выделениям корней их растений-хозяев.

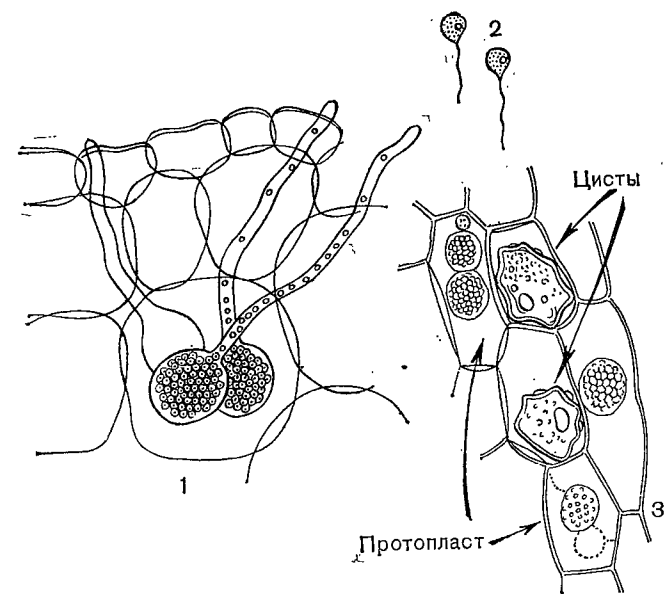


Рис. 10. Возбудитель «черной ножки» капусты (*Olpidium brassicae*): 1 — зооспорангии в клетке хозяина; 2 — зооспоры; 3 — протопласты и покоящиеся споры паразита в клетках хозяина.

В настоящее время известно более 20 видов рода ольпидиума. Их морфологические признаки очень сходны, поэтому чаще всего их различают по тому субстрату, на котором они развиваются. Возможно, многие из них представляют собой физиологические формы или расы *O. brassicae* (или других видов).

Растения-хозяева грибов этого рода очень разнообразны. Они встречаются на водорослях (*O. endogenum*, *O. entophyllum*), водных грибах (*O. allomycetos*, *O. rhizophlyctidis*), беспозвоночных животных (*O. rotiferum*, *O. nematodeae*).

Другой род хитридиевых грибов, имеющий особо важное практическое значение, — *синхитриум* (*Synchytrium*). Основное его отличие от предыдущего рода заключается в том, что в цикле развития видов этого рода вместо одного зооспорангия развивается от 5 до 9, сгруппированных вместе — сорус.

Круг хозяев синхитриума очень широк, но все они относятся к высшим наземным растениям. В большинстве случаев при поражении синхитриумом на листьях, черешках, стеблях пораженных растений развиваются небольшие черные или коричневые бородавочки — галлы, представляющие собой вздутия клеток эпидермиса, внутри которых находится паразит.

Важнейший вид рода — *Synchytrium endobioticum* — причина рака картофеля: вызывает появление на клубнях бугристых наростов или опухолей, напоминающих губку или молодую цветную капусту. Образование раковых наростов начинается чаще всего с глазков клубней. По мере разрастания они увеличиваются в размерах, нередко значительно превышая величину самих клубней, постепенно буреют, чернеют и разрушаются (табл. 4).

Опухоль образуется после того, как зооспора садится на молодой клубень и переливает в клетку его эпидермиса свое содержимое; под воздействием паразита эта клетка разрастается, а соседние клетки эпидермиса и мякоти клубня начинают усиленно делиться, причем оболочки их одревесневают.

Паразит внутри клетки увеличивается в размерах, затем одевается двухслойной оболочкой и превращается в так называемую летнюю цисту. Вскоре она прорастает, образуя в выросте или в пузыре, выходящем из нее, сорус из 5—7 или даже 9 зооспорангиев, в каждом из которых содержится около 300 зооспор. От давления разрастающихся соседних клеток зооспорангии выдавливаются из пузыря, а затем и из разрушающихся тканей клубня, зооспоры освобождаются и могут, в свою очередь, заражать другие клетки клубня и другие клубни.

В течение лета образование зооспор может происходить неоднократно. Осенью в клубнях образуются покоящиеся цисты с толстыми одревесневшими оболочками. Они зимуют в клубнях

и могут очень долго сохраняться в почве (до 20 лет) и при благоприятных условиях прорастают, образуя зооспоры (без соруса).

Кроме опухолей, известны и другие формы рака, например листовидная, при которой сильно разрастаются глазковые чешуйки клубня в виде скопления уродливых мясистых листочков. Паршеобразная форма рака характерна развитием на поверхности клубня язвочек и корочек. Гофрированная форма отличается сильно сморщенными клубнями.

Недобор урожая в результате развития рака может достигать 40—60%. Иногда раком поражаются столоны. Тогда клубни могут совсем не образоваться.

Искусственно можно заразить и другие растения из того же семейства пасленовых: некоторые сорта томатов, бегуну, черный паслен, сладкогорький паслен и др. Возможно, что и в природных условиях различные виды семейства пасленовых могут быть растениями — хозяевами возбудителя рака картофеля.

Впервые рак был описан в Венгрии в 1896 г., однако настоящая родина паразита еще неизвестна. Вскоре заболевание быстро распространилось по всей Западной Европе, а в 1918 г. и в США. В настоящее время оно встречается в Европе (повсеместно), в Северной и Южной Америке, Японии, Южной Африке. В нашей стране благодаря хорошей карантинной службе рак долго не появлялся. В 1939—1940 гг. в связи с присоединением к СССР западных областей Украины и Белоруссии отдельные очаги заболевания оказались и на территории нашей страны. Позднее болезнь продвинулась дальше на восток.

В настоящее время в Европе насчитывается несколько физиологических рас возбудителя рака картофеля, поражающих устойчивые сорта. Особенно вредоносна так называемая Тюрингская раса, обнаруженная в Германии в 1941 г.

Основная мера борьбы с раком картофеля — выведение устойчивых сортов. Это мероприятие успешно осуществляется, так как устойчивость к раку встречается у диких и у культурных видов и представляет собой доминантный признак. Имеется много сортов картофеля, устойчивых к раку (к наиболее распространенным расам паразита): Берлихинген, Остботе, Кобблер, Имандра, Веселовский, Агрономический, Трудовой, Звеньевой, Катюша, Темп, Разваристый, Фитофтороустойчивый и др. К Тюрингской расе устойчивы немногие сорта: Октябренок, Камераз № 1.

Другая мера борьбы — обеззараживание почвы. Обычно это производят нитрафеном (2—2,5%-ный раствор при норме расхода 20 л на 1 м²) или хлорпикрином (0,3—0,5 кг на 1 м²), для чего в настоящее время имеются специальные машины. Применяют также севооборот (пропашные культуры, содержание почвы под черным паром).

Есть данные о том, что можно стимулировать прорастание долго сохраняющихся в почве цист паразита с тем расчетом, чтобы потом обеззаразить почву. Для этого в почву вносят зеленые удобрения (люпин, клевер), органические удобрения (особенно птичий помет).

В природе широко распространены и другие грибы рода синхитриум: в средней полосе европейской части СССР *S. mercurialis* — на пролеске, *S. anemones* — на ветренице; в Крыму и на Кавказе *S. taraxaci* — на одуванчике. Эти виды образуют, как уже говорилось, мелкие коричневые бородавочки на поверхности листьев и стеблей пораженных растений. У первых двух видов известны только толстостенные цисты, прорастающие пузыревидным выростом, образующим сорус зооспорангиев, а у *S. taraxaci* — и летние и зимние цисты.

Летние цисты формируют внутри сорус зооспорангиев (без пузыревидного выроста), а зимние — прорастают прямо зооспорами.

Некоторые грибы из рода синхитриум отличаются чрезвычайно широким кругом хозяев. Так, *S. macrosporum* в США (штат Техас) способен заражать 767 видов растений из 509 родов, относящихся к 141 семейству!

Более высокоразвиты по сравнению с представителями родов ольпидиум и синхитриум в отношении строения вегетативного тела — представители некоторых других родов, например *ризофидиум* (*Rhizophydium*), живущие как сапротрофы или паразиты на разнообразных растительных и животных субстратах (рис. 11). По количеству видов (более 100) это наиболее крупный род хитридиевых грибов. Некоторые виды его имеют большое практическое значение, например *R. planctonicum*, паразитирующий на планктонной диатомовой водоросли *астерионелла* (*Asterionella formosa*). В результате массовых поражений, вызванных этим грибом, уменьшается общее количество колоний этой водоросли и количество клеток в пораженной колонии.

Жизненный цикл представителей ризофидиум можно рассмотреть на примере хорошо изученного вида *R. couchii*, паразитирующего на видах водоросли спирогиры. Зооспоры этого гриба садятся на поверхность нити спирогиры, покрываются оболочкой и впускают внутрь клетки тонкие ветвящиеся нити ризомиделия. В пораженной клетке спирогиры исчезают пиреноиды, гидролизуются крахмал, цитоплазматическая мембрана с хлоропластами сжимается, отстает от стенок и концентрируется вокруг внедрившегося в клетку ризомиделия. Тело бывшей зооспоры увеличивается в размерах, и, когда все содержимое клетки спирогиры оказывается разрушенным и потребленным, оно превращается в зооспорангий. При половом процессе два незрелых таллома (один из которых больше, а другой — меньше), сидящих рядом, функционируют как гаметангии и

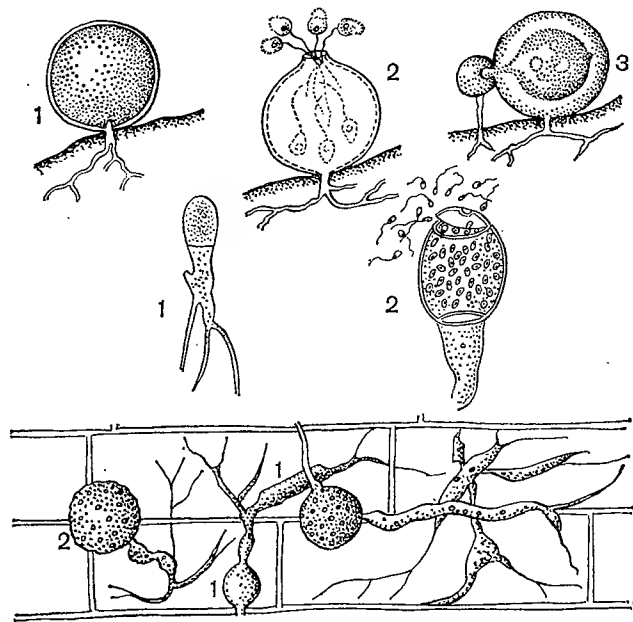


Рис. 11. Хитридиевые.

Вверху — ризофидиум (Rhizophydium): 1 — таллом с ризоидом на клетке водоросли; 2 — зооспорангий и выход спор; 3 — половой процесс. В середине — макрохитриум (Macrochytrium): 1 — таллом с ризоидами; 2 — выход зооспор. Внизу — клadoхитриум (Cladochytrium): 1 — таллом с собирательными клетками; 2 — таллом с зооспорангиями.

сливаются, образуя в большем из них покоящуюся клетку (см. рис. 11).

В ходе эволюции хитридиевых грибов ризомицелий становится все более и более развитым. У некоторых форм, например у паразита водоросли эвглены — полифагуса (Polyphagus euglenae), он разрастается на большом протяжении от округлого тела, бывшей зооспоры, и может захватывать более 50 эвглен своими ответвлениями. Концы ризомицелия внедряются в поражаемые клетки (рис. 12). Интересно, что зооспоры Polyphagus euglenae направляются к скоплениям эвглен без участия находящейся вблизи ядра зооспоры золотистой капельки — глобулы, являющейся, по-видимому, фоторецептором.

При бесполом размножении из разросшейся бывшей зооспоры, одетой оболочкой, вырастает удлинённый мешковидный зооспорангий до 275 мкм длиной, в котором формируется несколько сотен зооспор.

При недостатке пищи наступает половой процесс. Из меньшего экземпляра (по-видимому, мужского) по направлению к большему (женскому) тянется длинный вырост, вздувающийся на конце в удлинённый пузырь с шиловатой оболочкой (рис. 12). В этот пузырь и переходит содержимое мужской и женской особей. Зигота отделяется перегородками и превращается в покоящуюся спору. Весь процесс длится около 12 ч. Зигота

прорастает обычно только через несколько месяцев, образуя мешковидный зооспорангий (рис. 12).

Вегетативное тело одного из хитридиевых грибов — макрохитриума (Macrochytrium botrydioides) — уже достигает значительных размеров. Этот сапротроф развивается в воде на гниющих плодах и ветвях в европейских странах и в США. Обычно такой субстрат быстро покрывается другими грибами и бактериями, поэтому зооспора Macrochytrium botrydioides, приплыв к субстрату и осевши на него, некоторое время ползает амебообразно, по-видимому, в поисках места, удобного для прикрепления («свободного»). Наконец она останавливается, одевается оболочкой и дифференцируется на короткую, сравнительно толстую центральную ось и ветвящиеся ризоиды, отходящие от ее основания. Сбоку, близ вершины главной оси, начинает развиваться боковая ветвь, берущая начало от маленькой изогнутой перегородкой, вроде линзы или часового стеклышка. Эта боковая ветвь в дальнейшем сдвигает в сторону верхушку главной оси, сама сильно раздувается на конце и образует здесь огромный зооспорангий, одетый толстой гладкой оболочкой, видимый простым глазом. Длина его достигает почти 1 мм, а ширина — 0,75 мм! На вершине зооспорангия образуется крышечка, которая откидывается, и содержимое медленно выходит наружу, одетое тонкой оболочкой. Когда оно достигнет размеров половины зооспорангия, эта оболочка разрывается и освобождает около тысячи зооспор с одним задним жгутиком (рис. 11).

Половой процесс и покоящаяся стадия у макрохитриума неизвестны.

У некоторых хитридиевых грибов, паразитирующих на высших растениях, по длине ризомицелия имеются местные расширения, состоящие из одной или нескольких клеток с одним ядром в каждой, так называемые собирательные клетки. Они образуются таким образом: зооспора на подходящем субстрате одевается оболочкой и прорастает в ткань хозяина, образуя гифу ризомицелия, которая вздувается на конце. В это вздутие и переходит ядро зооспоры, делится там, и между двумя ядрами во вздутии образуется перегородка. От вздутия гифа начинает расти дальше, и в нее переходит ядро дистальной клетки. На конце гифа опять вздувается и т. д. Обычно эти вздутия (или собирательные клетки) отделяются от гиф перегородками. Каждая собирательная клетка может развиваться в гифу мицелия или превращаться в зооспорангий, выпускающий зооспоры через длинную шейку, выставляющуюся наружу, или образовать на коротком выросте толстостенную покоящуюся цисту.

Такое хорошо развитое вегетативное тело дает возможность довольно широкого захвата тканей

хозяина, простираясь на значительное число клеток. Это характерно, например, для Cladochytrium tenue, паразитирующего на листьях и стеблях ирисов, аира, частухи, манника и других болотных и водных растений (рис. 11).

Половой процесс и покоящиеся цисты у этого и некоторых других грибов рода клadoхитриум неизвестны.

Для рода физодерма (Physoderma), разнообразные представители которого паразитируют на болотных, а некоторые — на сухопутных растениях, характерно не только наличие собирательных клеток на ризомицелии, но и смена поколений. Цикл развития хорошо изучен у Physoderma lycori — паразита, образующего бородавки на надземных частях Lycopus americanus. Когда зооспора этого гриба попадает на поверхность листьев или стеблей растения-хозяина, она одевается оболочкой, образует ризомицелий в клетке эпидермиса и вскоре превращается в гаметангий. Гаметы из разных гаметангиев (внешне такие же, как зооспоры) попарно сливаются и образуют зиготу, внедряющуюся в ткани растения-хозяина и разрастающуюся там в ризомицелий с собирательными клетками. На коротких выростах собирательных клеток в конце концов развиваются многоядерные толстостенные цисты, которые, после периода покоя и разрушения не только гиф паразита, но и ткани растения-хозяина, прорастают. При этом верхняя часть оболочки цисты — крышечка — отскакивает, а содержимое выходит наружу в виде тонкостенного пузыря, выпускающего зооспоры. И они вновь вырастают в эфемерные гаметангии.

Из рода физодерма особенно интересен гриб Physoderma zeae maydis на кукурузе (табл. 4). Он был известен в жарких, тропических странах, первоначально в Индии, откуда, по-видимому, был завезен в Северную Америку и распространился на юге США. В 1935 г. он был обнаружен на Кавказе, в окрестностях города Поти. Этот гриб поражает листья и листовые влагалища кукурузы, вызывая их отмирание. На пораженных участках хорошо заметны ярко-зеленые пятна с черными язвочками, окруженные разлитыми крупными зонами красного (от антоциана) цвета. В их черных тканях содержится масса бурых крупных цист, очень похожих на споры головневых грибов. При прорастании крышечка цисты отскакивает и зооспоры освобождаются, как описывалось выше (табл. 4).

В природе зрелые цисты прорастают обычно в воде, скапливающейся на листьях и особенно в пазухах листьев кукурузы. При разрезе через пораженную ткань в клетках хорошо видны ризомицелий и собирательные клетки. Предполагали, что у этого вида имеются только цисты. Однако было доказано, что можно получить и наружные гаметангии, помещая зооспоры в виспящие капли на листья.

Некоторые микологи выделяют из рода физодерма род урофликтис (Urophlyctis), на цистах которого образуется венчик позднее отваливающийся ветвистых нитей, а цисты прорастают, образуя не один, а сорус зооспорангиев. К этому роду относятся, в частности, встречающийся в СССР U. pulposum — паразит на лебедовых, а также U. leproides, образующий объемистые наросты на корнеплодах свеклы, U. alfalfae, вызывающий появление галлов на молодых побегах

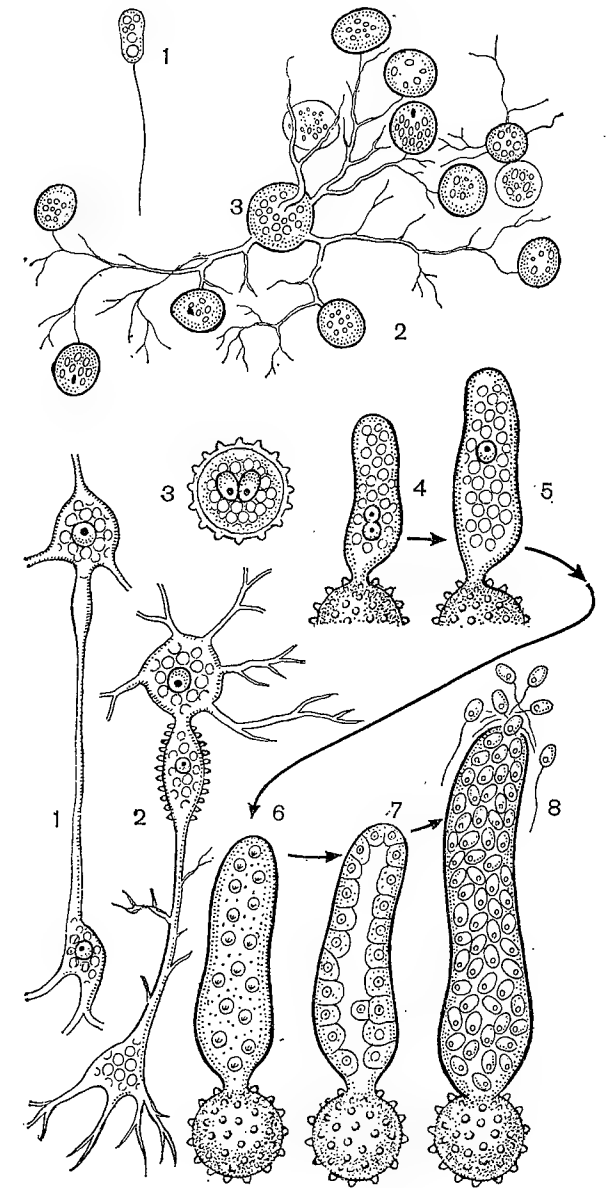


Рис. 12. Гриб полифагус эвгленовый (Polyphagus euglenae).

Вверху: 1 — зооспора; 2 — ризомицелий, внедрившийся в эвглен; 3 — тело бывшей зооспоры. Внизу — половой процесс: 1, 2 — слияние мужской (меньшей) и женской (большей) особей; 3 — зигота; 4—8 — прорастание зиготы с образованием зооспорангия.

люцерны. Оба последних вида распространены в США, а в СССР не встречаются.

В природе существуют формы, сходные с хитридиевыми, подвижные стадии которых имеют передний перистый жгутик. Это *гифохитриевые грибы* (Hyphochytriales), которые в настоящее время выделяют в самостоятельный класс.

Интересно, что общее направление эволюционного процесса в пределах гифохитриевых параллельно ходу эволюции хитридиевых, а именно: от видов с плазмодиальными телами к видам с ризомицелием. Среди них имеются как сапротрофы, так и паразиты, главным образом пресноводных морских водорослей, водных грибов и беспозвоночных животных. Можно указать на *гифохитрий* (*Hyphochytrium peniliae*), вызывающий массовую гибель планктонного рачка *Penilia avirostris*.

ПОРЯДОК БЛАСТОКЛАДИЕВЫЕ (BLASTOCLADIALES)

Бластокладиевые грибы живут главным образом в пресных водоемах как сапротрофы, на погруженных в воду трупах животных или на растительных субстратах, образуя на них пушок длиной до 1 см и более. Некоторые обитают во влажной почве. Немногие паразитируют на беспозвоночных животных или на других низших грибах.

Строение вегетативного тела, или таллома, представителей этой группы грибов варьирует по степени сложности от простого, почти плазмодиального, до хорошо развитого мицелия.

Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор с одним волочащимся сзади жгутиком. Половое размножение представляет собой слияние подвижных гамет или одинаковых по величине и строению (изогамия), или различных (гетерогамия), образующихся в гаметангиях. При этом подвижные клетки (зооспоры, гаметы) бластокладиевых отличаются от зооспор и гамет других грибов тем, что они более активно движутся, а также наличием хорошо заметной ядерной шапочки, состоящей из массы РНК.

У подавляющего большинства имеется чередование поколений — спорофита и гаметофита, одинаковых по форме, но иногда различных по величине. На спорофите образуются зооспорангии с диплоидными зооспорами, дающими новые поколения спорофитов. Кроме того, спорофит образует еще и цисты, или покоящиеся споры (по одной в клетке). Они имеют толстую бурую оболочку. При прорастании, сопровождающемся редукционным делением, из нее выходят гаплоидные зооспоры. После периода активного движения они останавливаются, одеваются обо-

лочкой и вырастают в гаметофиты с гаметангиями. Гаметы, выходящие из гаметангиев, похожи на зооспоры, но мельче их. Они, как было сказано выше, или одинаковы, или различаются по величине, у некоторых и по окраске, и степени подвижности. Зигота, образующаяся в результате слияния гамет, дает начало спорофиту.

Самое простое строение характерно для грибов рода *целомомицес* (*Coelomomyces*). Все это — облигатные паразиты, поселяющиеся, например, в полости тела личинок mosкитов. Такой образ жизни наложил определенный отпечаток на строение их вегетативного тела. Несмотря на то что оно достигает достаточного развития, дихотомически или неправильно ветвится, оно не имеет четко выраженной оболочки и ризоидов. По-видимому, таллом воспринимает питательные вещества из клетки, в которой он поселился, всей своей поверхностью. В определенный момент развития весь таллом преобразуется в толстостенные покоящиеся спорангии, которые прорастают, образуя зооспоры (рис. 13). При этом оболочка покоящегося спорангия растрескивается по вполне определенному месту.

К сожалению, многое в истории развития этих грибов еще неизвестно: в частности, как происходит заражение личинок mosкитов, имеется ли у грибов этого рода строгая специализация, есть ли смена поколений и т. д. Однако уже обнаружено много интересных фактов, свидетельствующих об их большой экологической приспособленности. Например, известно, что толстостенные споры *целомомицеса*, паразитирующего на личинках mosкитов, яйца которых приспособлены к перенесению периодов засухи, так же способны длительно сохранять жизнеспособность. Для их успешного прорастания даже требуется предварительное высушивание. Покоящиеся спорангии других видов, хозяева которых развиваются только при постоянном наличии влаги, могут совсем не прорасти, если их подвергнуть высушиванию.

Виды рода *целомомицес*, которых в настоящее время известно уже более 20, интересны не только своей биологией, но и как объект использования их в биологической борьбе, так как некоторые грибы (например, *C. punctatus*) паразитируют на личинках малярийного комара.

Грибы более морфологически высокоразвитого рода *катенария* (*Catenaria*) паразитируют на коловратках и других мелких беспозвоночных животных, на яйцах микроскопических червей, на некоторых грибах или развиваются сапротрофно на растительных или животных остатках. Они характеризуются трубчатым ветвящимся или неветвящимся талломом, одетым оболочкой из хитина и имеющим ризоиды, погруженные в субстрат. У них имеется смена поколений. При образовании из таллома зооспорангиев он разделяется перегородками, причем между зооспорангиями, часто располагающимися в ряд, имеются узкие пере-

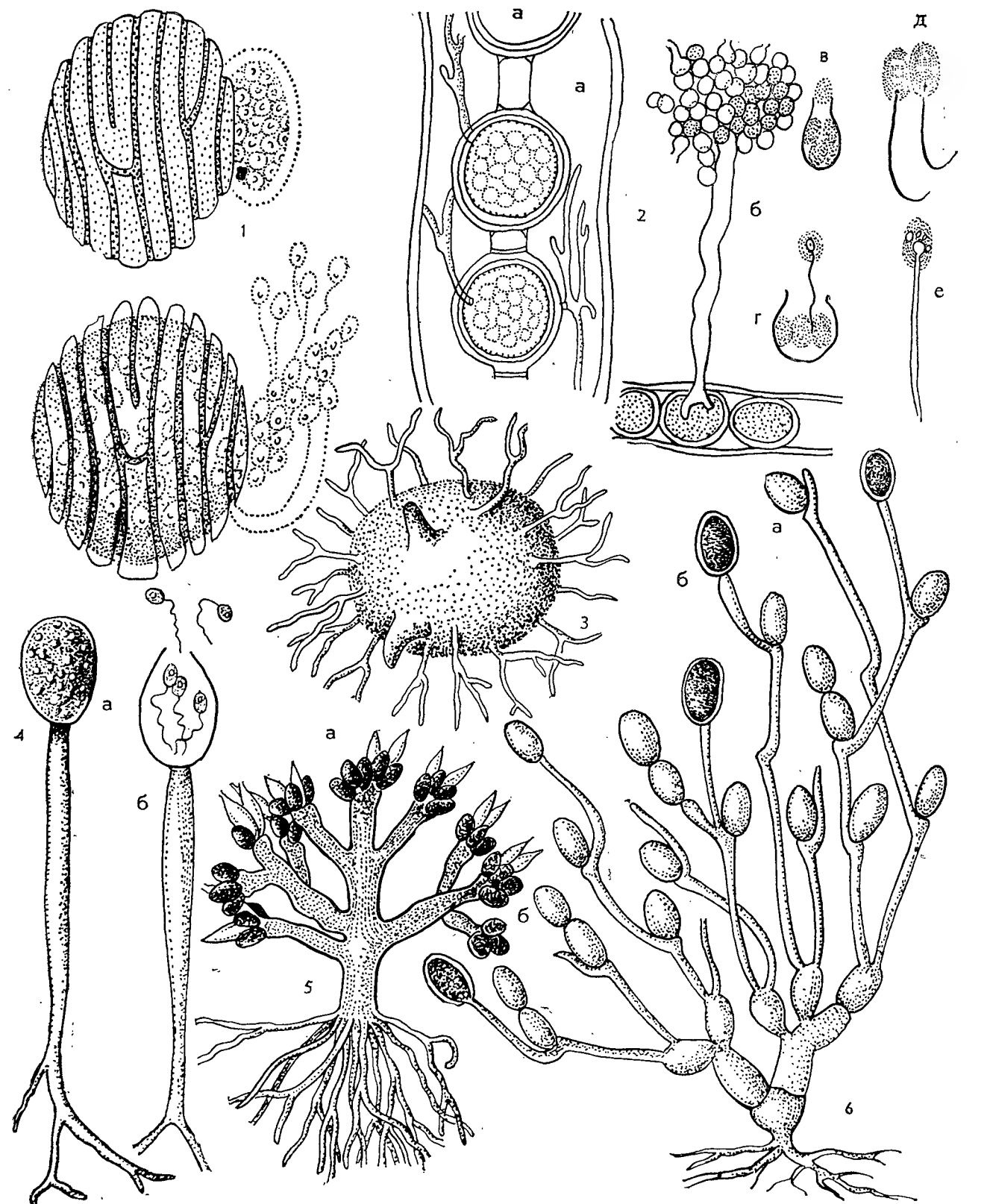


Рис. 13. Бластокладиевые:

1 — *целомомицес* (*Coelomomyces*), покоящиеся зооспорангии с зооспорами; 2 — *катенария алломицес* (*Catenaria allomyces*); а — покоящиеся споры и ризомицелий в гифе гриба алломицеса (*Allomyces*); б — прорастающая покоящаяся спора с цистами у отверстия выводной трубки; в, з — выход гамет; д, е — слияние гамет; 3, 4 — бластокладиелла (*Blastocladiella*), талломы двух видов: а — незрелый спорангий, б — выход зооспор; 5 — бластокладия (*Blastocladia*); общий вид таллома с зооспорангиями (а) и цистами (б); 6 — алломицес; общий вид таллома с зооспорангиями (а) и цистами (б).

мычки (рис. 13). Зооспорангии образуют шейки для выхода зооспор. Цисты формируются чаще всего внутри сегментов гиф. Они отличаются утолщенными светло-коричневыми оболочками и при прорастании образуют также шейку, через которую освобождаются зооспоры. Зооспоры или прямо вырастают в новый бесполой орган (спорофит), или индистигируются и превращаются в гаметангий, из которого выходят четыре одинаковые гаметы, сливающиеся попарно. Двужгутиковая зигота вырастает в новый спорофит.

Особенно широко распространен *S. anguillulae*, живущий в почве и паразитирующий на нематодах и других животных. Он встречается в европейской части СССР, в ряде стран Западной Европы (Франция, Румыния, Великобритания, Ирландия), в Азии, Африке, Южной Америке, Северной Америке (США) и т. д. *S. allomycis* — паразит на талломах представителей других родов бластокладиевых грибов — *бластокладиелла* (*Blastocladiella*) и *алломицес* (*Allomyces*); *S. sphaeroscarpa* живет в воде как сапротроф или на талломах некоторых пресноводных водорослей (на водяной сеточке, спирогире, кладофоре и др.), или на элодее, а во влажной почве поселяется на корнях кукурузы, лука и других высших наземных растений.

Еще выше организованные бластокладиевые сапротрофы в воде или в почве на различных растительных и животных остатках.

У некоторых грибов рода *бластокладиелла* таллом состоит из простого вздутия, от которого отходят многочисленные ризоиды (рис. 13). Это вздутие у спорофита преобразуется затем или в зооспорангий, или в цисту, а у гаметофита образует гаметы. У большинства же видов таллом представлен более или менее удлинённой клеткой с хорошо развитыми ризоидами в основании. На конце ее или образуется один крупный тонкостенный зооспорангий, отделяющийся перегородкой от остальной части таллома, или внутри тонкостенного вместилища формируется циста, одетая толстой двухслойной оболочкой (рис. 13). В данном случае установлено, что появление цист на талломе связано с неблагоприятными для развития условиями. Эти цисты характеризуются большой стойкостью. Они могут переносить высушивание, промораживание, действие высоких температур и т. д.

Зооспоры выходят из зооспорангия через сопочек или поры и после некоторого периода активного движения прорастают в новые растения — спорофиты. Зооспоры, выходящие из цист, отличаются несколько меньшими размерами. Из них вырастают растения внешне такие же, как спорофиты, но образующие гаметы (гаметофиты), причем двудомные. Зигота, образующаяся при слиянии гамет, вырастает в новый спорофит. У *Blastocladiella emersonii* при повышении содержания углекислого газа в среде из цист выходят

диплоидные зооспоры, образующие снова спорофиты.

Многие виды рода *бластокладиелла* хорошо развиваются на жидких и твердых питательных средах в условиях лаборатории, поэтому их усиленно используют для изучения самых разнообразных физиологических, цитологических, генетических и других вопросов, особенно В. emersonii. У нее были получены, например, мутанты с пигментированными зооспорами. Наблюдали передачу цитоплазмы от такой зооспоры к нормальной бесцветной (или наоборот) и установили, что таким образом физиологически активный материал может передаваться от одной зооспоры к другой. Это явление, как известно, бывает у некоторых беспозвоночных животных, например у туфельки, и может иметь значение в развитии и росте соответствующего организма.

Представители рода *бластокладия* (*Blastocladia*) были описаны раньше других видов бластокладиевых грибов (1878), так как часто встречаются среди других грибов, поселяющихся на растительных остатках, плавающих в воде. На этом субстрате они образуют белые дерновинки длиной 1 мм. Таллом у видов этого рода более расчленен, чем у *бластокладиеллы*. У большинства видов он состоит из крупной цилиндрической клетки. От нижнего конца ее отходят хорошо развитые ризоиды, а от верхнего — многочисленные дихотомически ветвящиеся гифы, на которых сидят поодиночке или цепочками удлинённые, тонкостенные зооспорангии и округлые толстостенные цисты (рис. 13). Обычно массовое появление цист на талломе связано с повышенным содержанием углекислого газа, что бывает при сильном обрастании субстрата бактериями.

Зооспоры, образующиеся в цистах, прорастают в такие же талломы, которые дают и зооспоры из тонкостенных зооспорангиев, т. е., по-видимому, у видов рода *бластокладия* нет смены поколений.

Безусловно, самые интересные и высоко дифференцированные среди бластокладиевых грибов — представители рода *алломицес* (*Allomyces*, рис. 13). Они обитают в пресных водах на трупах насекомых и других животных, образуя на них дерновинки длиной 1 см. Впервые *A. arbusculus* был обнаружен и описан в 1911 г. в Индии, затем виды этого рода были найдены в Северной и Южной Америке, Африке, Южной Европе, на Филиппинских островах, на островах Малайского архипелага и т. д. Ведущий и определяющий фактор в распространении видов, по-видимому, температура, так как они почти не встречаются за пределами 40° северной и южной широты.

Большинство представителей рода *алломицес* имеет смену поколений. При этом спорофит и гаметофит очень сходны по внешнему облику и степени развития. Они состоят из довольно толстых, коротких, ветвящихся гиф, снабженных неглубокими перетяжками и ложными пере-

городками (там имеются очень широкие просветы — поры). В тех местах, где есть ложные перегородки, на талломе спорофита сидят зооспорангии и толстостенные бурые цисты внутри тонких вместилищ. При этом и зооспорангии и цисты отделяются от таллома настоящими перегородками. Из зооспорангиев выходят диплоидные бесцветные зооспоры, прорастающие затем снова в спорофиты. Весь процесс формирования нового развитого растения занимает 36—48 ч. Зрелые цисты выпадают наружу из разорвавшейся оболочки своего вместилища, наружная оболочка (экзоспорий) их также разрывается, и содержимое, одетое внутренней оболочкой (эндоспорием), высвобождается наружу. Из него выходят гаплоидные зооспоры, вырастающие в гаметофиты, внешне очень сходные со спорофитом. На гаметофите образуются, в отличие от других родов, оба типа гаметангиев, обычно один над другим. Мужские гаметангии мельче женских и имеют оранжевую окраску от γ -каротина, а женские бесцветны. Мужские гаметы также окрашены γ -каротином, мельче женских в 2,5—3 раза и более подвижны. Женские гаметы продуцируют половой гормон сиренин, привлекающий мужские гаметы. Мужские и женские гаметы попарно сливаются с образованием зиготы, которая развивается затем в новый спорофит (рис. 14). Такой жизненный цикл установлен для *A. javanicus*. У некоторых грибов рода *алломицес* имеются отклонения от описанного цикла развития.

Алломицес хорошо растет в культуре на овсяном агаре и некоторых других средах. Поэтому он очень интенсивно изучался и изучается в различных лабораториях мира. Результаты некоторых опытов объясняют многие явления, наблюдающиеся при развитии представителей *алломицеса* с отклоняющимся циклом. Например, обработка прорастающих зигот колхицином или другими подобными веществами увеличивала частоту прорастания зооспор из покоящихся цист в спорофиты, а не в гаметофиты. Это объясняется тем, что при такой обработке возникает полиплоидность в зооспорах.

При добавлении антибиотика актидиона к среде, на которой выращивался спорофит *A. arbusculus*, на нем появлялись выросты, несущие гаметангии. Можно было произвольно менять соотношение мужских и женских гаметангиев на гаметофитах, действуя на них веществами, уменьшающими или увеличивающими отношение ДНК и РНК, например тиминном. Увеличение количества ДНК вело к появлению больших количеств мужских гаметангиев, и наоборот. Оказалось возможным производить скрещивания некоторых видов *алломицеса* и получать таким образом гибриды, которые можно было различать друг от друга (в частности, по взаимному расположению мужских и женских гаметангиев и по некоторым другим признакам). Можно было проследить пе-

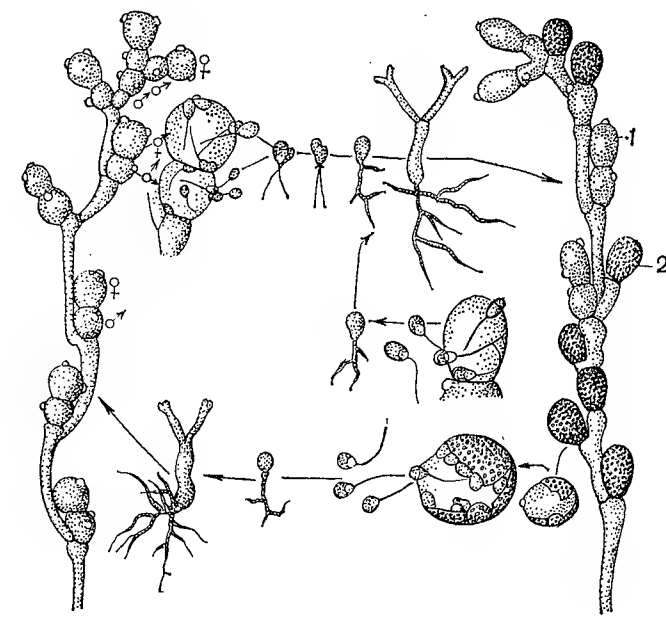


Рис. 14. Алломицес (*Allomyces*), схема жизненного цикла. Слева — гаметофит с мужскими (♂) и женскими (♀) гаметангиями; справа — спорифит с зооспорангиями (1) и цистами (2).

редачу по наследству этих признаков в гаплоидной генерации.

Был установлен такой интересный факт, что *A. javanicus*, найденный в почве острова Ява, представляет собой природный, естественный гибрид между видами *A. arbusculus* и *A. macrogynes*. В 1954 г. он был получен в лаборатории при скрещивании этих видов.

Филогенетически бластокладиевые можно рассматривать как результат дальнейшей эволюции хитридиевых грибов, которая шла, во-первых, по пути увеличения размеров центральной части таллома (уже крупного, например, у *Macrochytrium botrydioides*). Во-вторых, форма клетки так же изменялась. У бластокладиеллы и бластокладии она стала цилиндрической, а у бластокладии — и ветвящейся, у алломицеса образовался членистый мицелий. В-третьих, осуществлялся переход от изогамии к гетерогамии и выработалась изоморфная смена поколений.

ПОРЯДОК МОНОБЛЕФАРИДОВЫЕ (MONOBLEPHARIDALES)

В 1871 г. было описано три вида нового рода *моноблефарис* (*Monoblepharis*) с оогамным половым процессом, при котором, в отличие от того, что было известно для всех других грибов, мужская половая клетка представляла собой подвижное образование — сперматозоид. Это привлекло к изучению видов рода *моноблефарис* многих

ученых в нашей стране и за рубежом. Однако прошло много лет, прежде чем в поле зрения исследователей оказались другие виды этого рода и виды других родов — *моноблефарелла* (*Monoblepharella*) и *гонаподия* (*Gonapodya*).

Моноблефаридовые грибы развиваются как сапротрофы в чистой пресной воде на сучьях, ветках и других субстратах, главным образом весной

и осенью в виде нежного сероватого или коричневатого пушка. Обычно в природе заметить их трудно, и гораздо легче установить их присутствие в аквариумах, где они нередко встречаются. Можно вызвать появление пушка моноблефариса, положив найденные в воде ветки или сучья в стеклянную банку, наполовину наполненную стерильной, дистиллированной водой. Банку нужно поставить в холодильник с температурой 8—15 °С. Через несколько дней может появиться пушок очень нежного бледно-серого мицелия длиной около 2 мм. Часто гифы выходят из чечевичек ветки, где они укрепляются своими ризоидами. При этом гриб предпочитает ветки дуба, березы, ясени, однако может развиваться и на ветках широколиственных и хвойных пород, даже на талломах лишайников, упавших в воду, на различных плодах, на трупах насекомых и т. п.

Разные виды моноблефариса отличаются по степени развития таллома. Например, *Monoblepharis macrandra* хорошо растет, ветвится, гифы его сплетаются и образуют на субстрате войлочную обертку; другие виды развиваются слабее, ветвятся меньше, причем гифы их растут раздельно.

При температуре 8—11 °С на концах гиф мицелия образуются по одному длинные цилиндрические зооспорангии (рис. 15). Располагающиеся в них в один ряд овальные зооспоры с одним длинным задним жгутиком выходят через отверстие, образующееся на вершине зооспорангия. Вначале они движутся очень медленно, амeboобразно, нередко подолгу задерживаются, оседая на кончике зооспорангия, затем уплывают и, прикрепившись к подходящему субстрату, одеваются оболочкой и прорастают сразу с двух концов, образуя ризоиды и гифы. Когда зооспорангий опустеет, у одних видов новые зооспорангии врастают в его оболочку, у других развиваются сбоку под старым, опустевшим, оттесняя его в сторону (симподиально). Таким образом на одном талломе может образоваться несколько генераций зооспор.

При температуре 20—21 °С на талломе появляются оогонии и антеридии, нередко цепочками друг под другом (рис. 15). Каждый оогоний представляет собой вздутую округлую клетку с единственной яйцеклеткой внутри. В антеридии образуется 4—8, а у *M. insignis* даже 24—32 сперматозоида. Они похожи на зооспоры, но мельче, и для них характерно еще более резко выраженное амeboидное движение. Сперматозоиды выползают из отверстия антеридия, подплывают или подползают к оогонию, на котором появляется апикальный восприимчивый сосочек, выделяющий наружу вещество, привлекающее сперматозоидов; один из них внедряется в оогоний и сливается с яйцеклеткой.

После оплодотворения яйцеклетка становится более компактной, движется по направлению

к верхушке оогония. У большинства видов с гипогинными антеридиями она выходит из отверстия оогония, оставаясь прикрепленной к нему узким прозрачным воротничком, одевается многослойной, скульптурированной коричневой оболочкой и здесь превращается в покоящуюся ооспору. Есть виды, у которых наряду с наружными ооспорами образуются и внутренние (рис. 15). У видов с эпигинными антеридиями зигота, естественно, остается внутри оогония. Зрелая ооспора всегда уже одноядерная, т. е. ядра яйцеклетки и сперматозоида сливаются. При прорастании, которое наблюдалось пока в редких случаях, оболочка зрелой зиготы (ооспоры) раскалывается и из нее появляется мицелий.

Род *моноблефарелла* (*Monoblepharella*) был описан только в 1940 г. Грибы этого рода могут быть выделены из почвы (главным образом в теплых странах), если залить ее чистой водой и положить в эту воду какие-либо растительные остатки. Таллом *моноблефареллы* *Тэйлора* (*Monoblepharella taylori*) по внешнему виду похож на талломы некоторых грибов рода *моноблефарис* (*Monoblepharis*) — *M. reginens* и *M. ovigera*, а у других — более скудно развит. Спорангии тоже похожи, но они образуются при более высоких температурах (13—36 °С), как и половые органы (26—32 °С).

Очень часто спорангии и оогонии с антеридиями образуются на одном и том же растении одновременно. Первые зооспорангии располагаются по периферии колонии. При последующем симподиальном ветвлении гиф они сдвигаются в сторону. Вторичные зооспорангии образуются симподиально. Зооспоры выходят так же, как и у моноблефариса.

Основные различия между родами заключаются в том, что, во-первых, внутри оогония у моноблефареллы образуется не одна, а несколько яйцеклеток; во-вторых, после оплодотворения зигота выползает из оогония и плавает некоторое время при помощи жгутика сперматозоида. После некоторого периода движения она останавливается, жгутик исчезает, вырабатывается толстая оболочка и зигота превращается в ооспору. Как долго она может сохранять жизнеспособность, окончательно не установлено. Однако в условиях лаборатории были случаи прорастания зигот после пребывания в течение четырех лет в высушенном состоянии. Это дает основание предполагать, что ооспоры остаются живыми в почве во время обычной тропической засухи. Перечисленные выше особенности видов рода моноблефареллы позволяют рассматривать их как более примитивные.

Род *гонаподия* (*Gonapodya*) был первоначально описан вместе с моноблефарисом как один из его видов (*M. prolifera*). Это не удивительно, так как все эти грибы часто встречаются вместе на ветвях, погруженных в воду, и талломы их макроскопически сходны. Однако грибы из рода

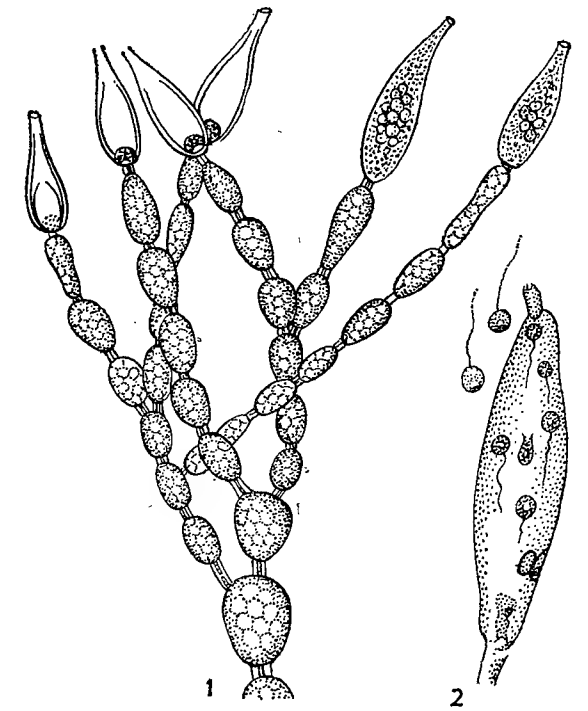


Рис. 16. Гонаподия (*Gonapodya*):

1 — внешний вид таллома с зооспорангиями; 2 — зооспорангий и зооспоры.

гонаподия более обычны на плодах, особенно на яблоках, плодах боярышника и т. п. В этой же ассоциации часто присутствуют грибы упоминавшегося уже рода *бластокладия*. Дерновинки мицелия грибов рода гонаподия сероватого или коричневатого цвета. Мицелий ветвится и имеет перетяжки. В местах перетяжек имеются целлюлиновые пробочки. Овальные или удлинённые, с оттянутым кончиком, зооспорангии отделяются на концах ветвей, иногда по нескольку в ряд (рис. 16). Часто можно наблюдать врастание нового спорангия в опустевшую оболочку старого. Количество зооспор в зооспорангии у гонаподии больше, чем у моноблефариса. Например, у встречающегося в нашей стране вида *G. silignaeformis* оно достигает 50.

В оогониях, как и у моноблефареллы, содержится не одна, а несколько, иногда даже много (до 20) яйцеклеток, которые могут оплодотворяться сперматозоидом или в оогонии, или вне его, так как они могут выпадать из оогония. Оплодотворенная яйцеклетка сначала движется амeboобразно, а затем, так же как и у видов моноблефареллы, при помощи торчащего из нее жгутика сперматозоида. Примерно через 3—4 ч она останавливается и одевается оболочкой, превращаясь в гладкостенную буроватую ооспору.

По образу жизни, степени развития таллома моноблефаридовые близки к бластокладиевым

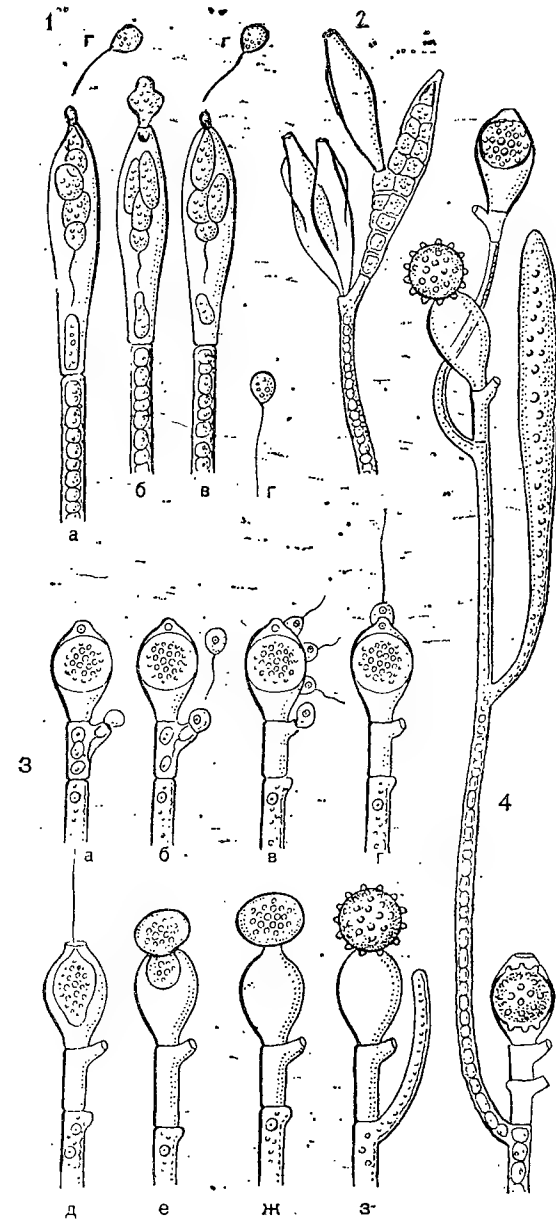


Рис. 15. Моноблефарис (*Monoblepharis*):

1 — бесполое размножение: а — зооспорангий и выход зооспор, б — зооспора; 2 — симподиальное ветвление зооспорангиев; 3 — половой процесс: а — оогоний с яйцеклеткой, антеридий и выход сперматозоидов, б — внедрение сперматозоида в оогоний, в — выход оплодотворенной яйцеклетки из оогония и образование ооспоры; 4 — часть таллома с половыми органами, экзо- и эндогенными ооспорами.

грибам. Однако между ними имеется много различий, из которых можно назвать следующие: оболочка гиф бластокладиевых дает реакцию на хитин и не содержит целлюлозу, в то время как у моноблефаридовых имеются в оболочке и хитин, и целлюлоза (за исключением видов гоноподии). Половой процесс у бластокладиевых — изо- или гетерогамия, а у моноблефаридовых — оогамия. У бластокладиевых зигота прорастает без периода покоя в диплоидную особь, а у моноблефаридовых ооспора покоится и затем дает начало гаплоидному мицелию. У бластокладиевых име-

ется смена поколений, а у моноблефаридовых она отсутствует и т. д.

Все вышесказанное заставляет предполагать возможное происхождение обеих групп от каких-то общих предков, поскольку жгутиковые стадии их очень сходны. Но в дальнейшем в процессе эволюции эти группы развивались, по-видимому, независимо друг от друга.

Существует и иное мнение, а именно что бластокладиевые дали начало моноблефаридовым. В настоящее время очень трудно решить, какое из этих предположений более обоснованно.

КЛАСС

ООМИЦЕТЫ

OOMYCETES

Грибы, относящиеся к классу оомицетов, имеют хорошо развитый неклеточный мицелий, представляющий собой большую вытянутую клетку без перегородок. Клеточная стенка содержит целлюлозу. Бесполое размножение происходит зооспорами с двумя жгутиками (перистым и гладким). Половой процесс оогамный. В классе несколько порядков, из которых главнейшие — *сапролегниевые* (Saprolegniales), *пероноспорные* (Peronosporales), *лептомитовые* (Leptomitales) и *лагенидиевые* (Lagenidiales).

ПОРЯДОК САПРОЛЕГНИЕВЫЕ (SAPROLEGNIALES)

Сапролегниевые — широко распространенная и сравнительно хорошо изученная группа грибов, представители которой встречаются в пресных и, в меньшей степени, в морских водах как сапротрофы на трупах животных или других органических субстратах или как паразиты водорослей, некоторых водных грибов, рыбьей молоди, ослабленных рыб, икры рыб и лягушек и т. п. Некоторые обитают во влажной почве. Многие из них известны уже более 200 лет. Это в первую очередь те из сапролегниевых, которые имеют хорошо развитый мицелий, заметный невооруженным глазом. Издавна известна их вредоносность при разведении рыб. Часто они причиняют большой урон, особенно при некоторых условиях содержания прудов или аквариумов, почему и обратили на себя внимание. Однако их истинная природа была установлена не сразу. Так, в прошлом веке полагали, что «плесень», появляющаяся на рыбах, есть следствие распада самого тела рыбы.

Первые описания и изображения мицелиальных сапролегниевых грибов относятся ко второй половине XVIII в. Более примитивные из сапролегниевых грибов — род *эктрогелла* (Ectrogella) и другие (рис. 17) — стали известны с конца XIX в., а большинство описаны уже в текущем столетии.

Для всех этих грибов характерно наличие целлюлозной оболочки и двухжгутиковых зооспор, служащих для бесполого размножения, причем у некоторых существуют две стадии зооспор, сменяющих одна другую (явление так называемого

диплантизма, сопровождающегося у большинства диморфизмом, поскольку зооспоры обеих стадий различны по внешнему виду). Половой процесс оогамный. Однако он своеобразен, так как антеридий, в отличие от оогония, содержащего яйцеклетки, не дифференцирован на гаметы, а просто переливает часть своего содержимого с ядром в яйцеклетку через оплодотворяющий отросток.

Простейшие из сапролегниевых грибов весьма напоминают хитридиевые грибы. К таковым относятся, например, роды *эктрогелла*, *афаномикопсис* (Aphanomycopsis) и *питиелла* (Pythiella). Они паразитируют в пресных и морских водах на десмидиевых, диатомовых, бурых и красных водорослях, а также на водных грибах. Заражение хозяина производит двухжгутиковая зооспора, садящаяся на его поверхность и покрывающаяся оболочкой. Ее содержимое переливается в клетку хозяина. Там оно превращается в таллом, одетый целлюлозной оболочкой. По исчерпанию запасов пищи таллом преобразуется в зооспорангий, выпускающий через длинную шейку грушевидные зооспоры с двумя жгутиками на переднем конце. По выходе из зооспорангия они одеваются оболочкой (индистирируются). Через некоторое время из цисты выходит новая зооспора — почковидная и с двумя жгутиками, прикрепленными сбоку, — которая снова заражает субстрат вышеописанным образом (рис. 17).

Половой процесс ведет к образованию покоящихся спор.

Наибольшее значение из группы примитивных сапролегниевых грибов имеют виды *эктрогеллы*, паразитирующие на диатомовых водорослях. Они способны растворять кремневый панцирь диатомей, вызывать гипертрофию и затем гибель пораженной клетки. В природных условиях иногда наблюдается массовое заражение диатомовых водорослей (до 75% популяции), а в условиях лаборатории часто бывают заражены все особи.

У *траустохитриума* (Thraustochytrium), в основном у морских и сапротрофных видов, наблюдается уже некоторая дифференцировка таллома, который развивается не внутри, а снаружи субстрата, напоминая ризофизииум, *фликтохитриум* (Phlyctochytrium) из хитридиевых грибов. В ходе развития такое вегетативное тело превращается

в зооспорангий, раскалывающийся при созревании и выпускающий двужгутиковые зооспоры. Наблюдалась внутренняя пролиферация зооспорангиев, т. е. вращание нового спорангия в опустевшую оболочку старого. Наиболее известен вид

T. proliferum — сапротроф на морских сифоновых водорослях из рода *бриопсис* (*Bryopsis*).

Траустохитриум можно «выманивать» на такие приманки, как пыльца сосны. Эти грибы хорошо затем сохраняются целый год и более при высуши-

вании этого субстрата на фильтровальной бумаге. При заливании такой бумаги морской водой на пыльце снова появляются живые грибы.

Еще большей степени развития достигли представители таких родов, как *сапролегния* (*Saprolegnia*), *ахлия* (*Achlya*), *афаномицес* (*Aphanomycetes*) и др. Их мицелий уже хорошо развит. Более тонкие и ветвящиеся гифы его (ризоидальные) внедряются в субстрат, а основная масса более толстых и мало ветвящихся гиф растет свободно в стороны от субстрата.

Если бросить в сосуд с прудовой водой группы мух, куколки муравьев (часто неправильно называемые муравьиными яйцами) или семена конопли, лучше немного раздавленные, или, наконец, подвесить на ниточке в поверхностных слоях воды кусочки крутого куриного яйца (белка), то через 5—6 суток на поверхности этого субстрата появится хорошо заметный пушок, иногда длиной 1 см и более. Этот пушок и состоит из толстых гиф мицелия.

Вскоре цитоплазма на концах гиф становится гуще и темнее: темная часть гифы отделяется поперечной перегородкой от несущей ее гифы и превращается в зооспорангий, в котором появляется зернистость и формируются зооспоры (рис. 18). Процесс образования и выхода зооспор можно ускорить, осторожно перенеся субстрат с хорошо развившимся пушком и отделенными перегородками зооспорангиями в чистую воду. Тогда на вершинах зооспорангиев образуются отверстия, через которые выходят зооспоры.

У представителей разных родов в деталях этого процесса имеются существенные различия. Зооспоры сапролегнии, выходящие из зооспорангия, имеют грушевидную форму и два жгутика на переднем конце. После около получаса плавания они останавливаются, покрываются оболочкой и переходят в состояние покоя. Затем из этой оболочки выходит зооспора почковидной формы, со жгутиками, прикрепленными сбоку. Период плавания этих зооспор может быть более длительным. Наконец, они добираются до подходящего субстрата, привлеченные веществами, диффундирующими из него, оседают на субстрат, втягивают жгутики, одеваются оболочкой и прорастают в гифу мицелия, которая внедряется в субстрат. Мицелий развивается на поверхности субстрата в виде пушка (рис. 19). В пустую оболочку старого зооспорангия может затем вращать снизу новый.

У ахлии, часто встречающейся вместе с сапролегнией, подавлена стадия грушевидных зооспор. По выходе из зооспорангия они сейчас же, у его отверстия, одеваются оболочкой, из которой выходят уже почковидные зооспоры. Новые зооспорангии у видов этого рода образуются сбоку от основания опустевшего зооспорангия и сдвигают его затем в сторону, т. е. образуются симподиально (рис. 20).

У грибов рода *диктиухус* (*Dictyuchus*) зачатки зооспор одеваются оболочками уже внутри зооспорангия. Сформировавшиеся почковидные зооспоры выходят каждая из отдельного отверстия зооспорангия, а пустые оболочки зооспор остаются внутри его в виде сеточки — так называемый сетчатый зооспорангий (рис. 20).

При некоторых условиях зооспоры ахлии, сапролегнии и диктиухуса могут вообще не выходить из зооспорангия, а прорастать гифами прямо изнутри его. Такой зооспорангий очень похож на ершик для мытья лабораторной посуды или чистки стекол керосиновых ламп (рис. 20). Последний тип прорастания особенно характерен для грибов рода *апланес* (*Aplanes*). Есть и другие вариации этого процесса.

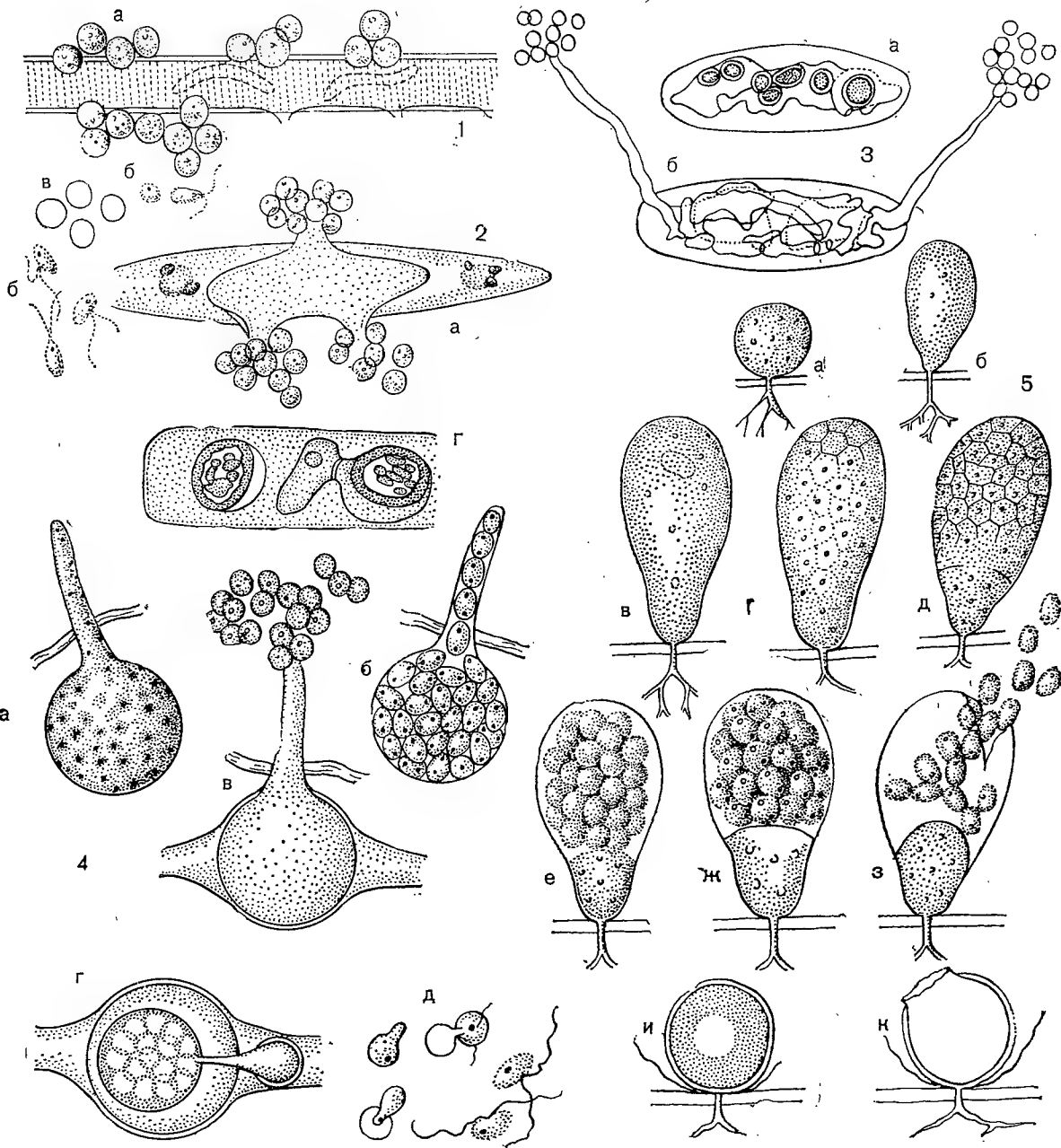


Рис. 17. Сапролегниевые:

1 — эктрогелла бациллярная (*Ectrogella bacillariacearum*): часть таллома диатомовой водоросли синедры с инцистированными первичными зооспорами (а) и вторичными зооспорами (б), вышедшими из цист (в); 2 — эктрогелла ликмофора (*E. likmophora*): а — часть таллома диатомовой водоросли ликмофора с зооспорангиями и инцистированными первичными зооспорами, б — покоящиеся споры эктрогеллы, правая возникла в результате полового процесса; 3 — афаномицес десмидиевый (*Aphanomycopsis desmidiella*): а — покоящиеся споры в талломе десмидиевой водоросли, б — остатки таллома, пустой спорангий и выводные трубочки с инцистированными зооспорами; 4 — питиелла весенняя (*Pythiella vernalis*): а — таллом в гифе питиума, б — зооспорангий, в — вышедшие из зооспорангия и инцистированные зооспоры, г — покоящаяся спора с маленькой антериальной клеткой и оплодотворяющим отростком, д — выход вторичных зооспор из цист; 5 — траустохитриум пролиферум (*Thraustochytrium proliferum*): а, б — развитие таллома, в — з — образование зооспорангия и выход зооспор, и, к — покоящиеся споры (правая проросшая и уже пустая).

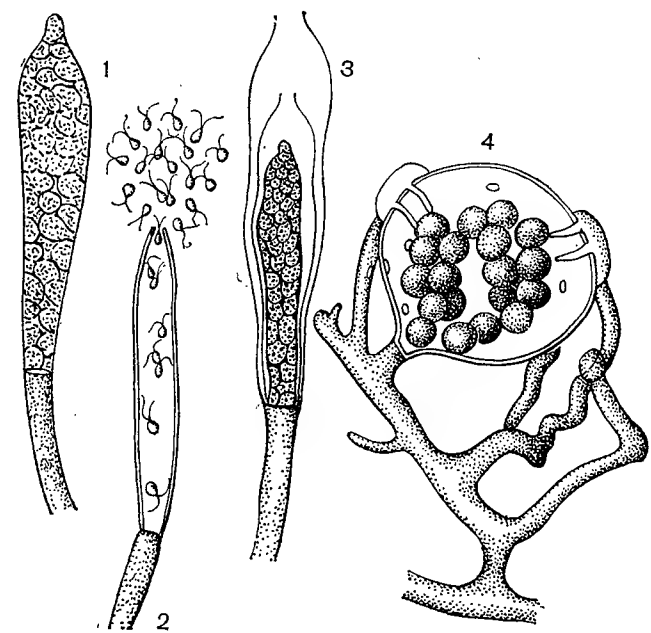


Рис. 18. Сапролегния (*Saprolegnia*):

1 — зооспорангий; 2 — выход зооспор; 3 — пролиферация зооспорангия; 4 — оогонии с яйцеклетками внутри и антеридии с оплодотворяющим отростком.

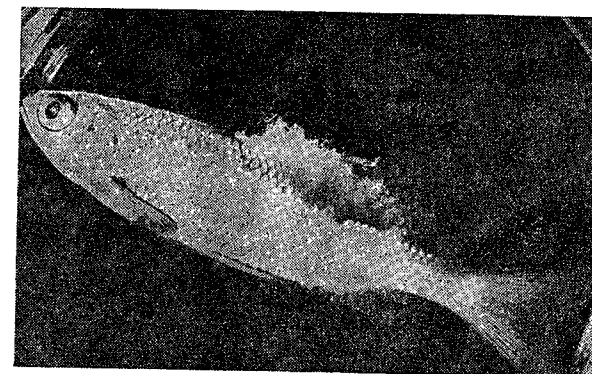


Рис. 19. Рыба, пораженная сапролегниевым грибом.

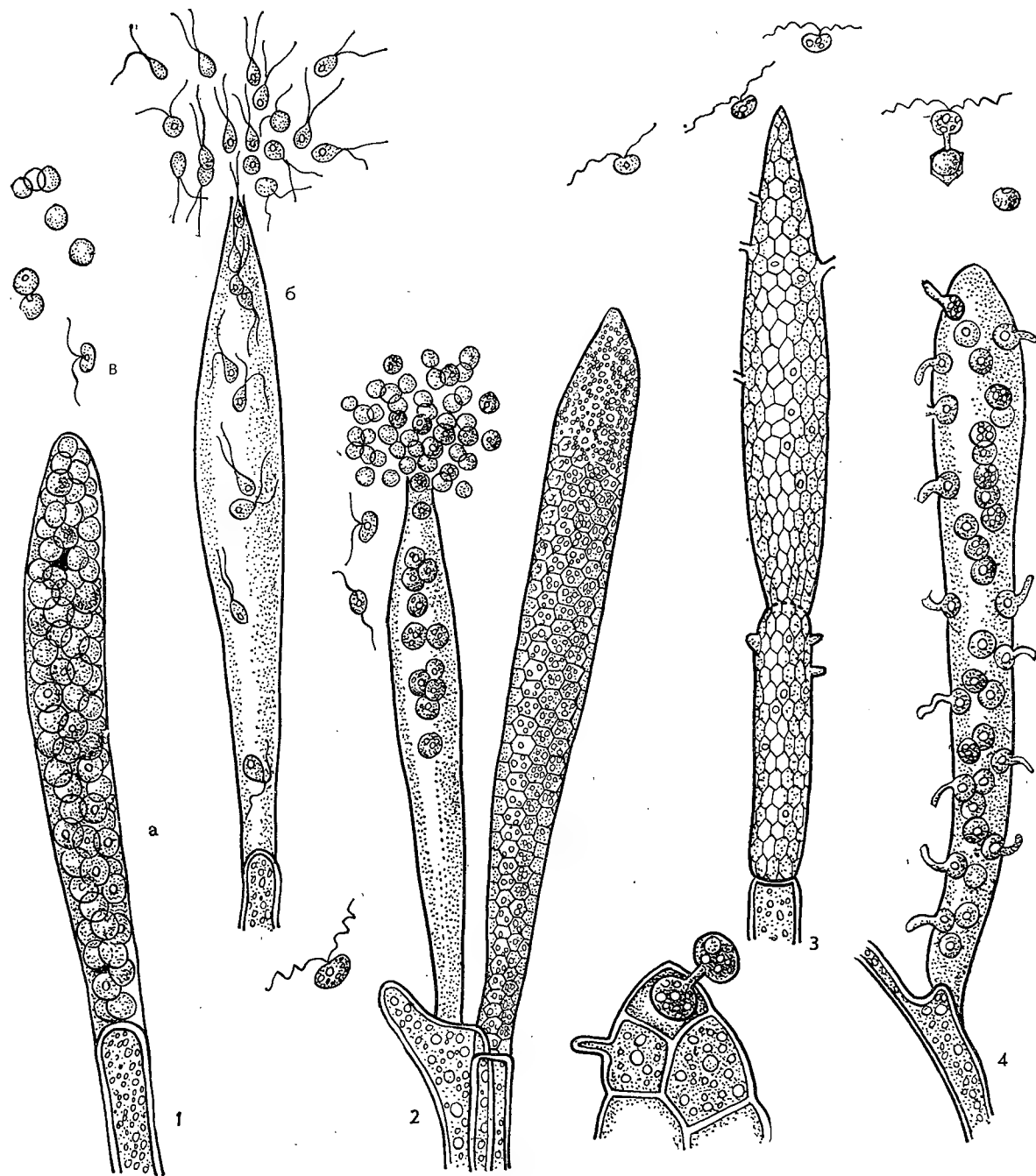


Рис. 20. Зооспорангии сапролегниевых грибов:
1 — сапролегния (*Saprolegnia*): а — зооспорангий, б — выход зооспор, в — вторичная зооспора; 2 — ахлия (*Achlya*); 3 — диктиухус (*Dictyuchus*); 4 — апланес (*Applanes*).

Для грибов родов *геолегния* (*Geolegnia*), *бrevilegnia* (*Brevilegnia*) и других, обитающих в почве, характерно отсутствие подвижных жгутиковых стадий, что, несомненно, связано с их экологией.

При половом процессе на мицелии формируются оогонии и антеридии. У сапролегнии они возникают всегда ближе к субстрату, чем зооспорангии, т. е. при иной концентрации веществ, диффундирующих из субстрата. Оогоний образуется в виде вздутия на конце сравнительно короткой ветви-ножки, отделяясь от нее перегородкой в основании. В оогонии формируется несколько круглых яйцеклеток. Антеридий представляет собой конечную клетку тонкой антеридиальной ветви. Он прикладывается плотно к оболочке оогония, в которой имеются более тонкие места — поры, и пускает внутрь оогония через поры оплодотворяющие отроги. При этом один антеридий может оплодотворить одну или несколько яйцеклеток, переливая в каждую некоторое количество содержимого с одним ядром. Имеются гомоталлические виды, у которых половой процесс происходит между оогониями и антеридиями, образовавшимися на одном и том же мицелии, а есть и гетероталлические. У грибов из родов *афаномицес*, *диктиухус*, *лептолегния*, *бревилегния*, *геолегния* в оогонии образуется только по одной яйцеклетке. Оплодотворенные яйцеклетки во всех случаях одеваются толстыми оболочками и прорастают после периода покоя.

Сапролегниевые грибы интересны как объект различных экспериментов. В частности, на них выяснены условия, способствующие вегетативному росту, бесполому размножению либо половому процессу. В результате опытов по физиологии этих грибов установлена возможность управлять их развитием, меняя условия культивирования. Интересные данные получены при изучении полового процесса. Выяснено, что вся последовательность формирования половых органов и всего процесса в целом управляется рядом половых гормонов, поочередно и последовательно выделяемых копулирующими штаммами в окружающую среду. Каждый гормон оказывает определенное действие на партнера, который, в свою очередь, продуцирует затем свой гормон, вызывая дальнейший процесс развития первого, и т. д.

В водоемах со слабым течением и с недостаточно аэрируемой водой икра рыб, а также ослабленные или травмированные рыбы могут очень страдать от сапролегниевых грибов. Значительный экономический ущерб наносится преимущественно на двух очень важных этапах рыбоводства: во время выдерживания производителей и инкубации икры. Это наблюдается, например, в отношении таких ценных пород рыб, как осетровые, судак и др. Очень большой отход случается при зимовке карпа и растительноядных рыб, чему, видимо, способствует низкая температура воды.

В прудовых хозяйствах Украины, например, карпа могут поразить многие сапролегниевые грибы: *Saprolegnia parasitica*, *S. mixta*, *S. ferax*. Вообще же список грибов, паразитирующих на икре и рыбах, очень широк и включает, кроме указанных видов, еще *S. monoica*, *S. diclina*, *Achlya flagellatae*, *A. prolifera*, *A. radiosa*, *A. oblongata*, *Dictyuchus monosporus* и др.

Иногда можно видеть, как из жаберных щелей пораженных рыб, у хвостовой части, на спине или в других местах появляется обильный ватоподобный мицелий сапролегниевых грибов. Рыба становится вялой, движения ее ослабевают, и она погибает (рис. 19).

Разновидностью сапролегниоза является болезнь Стаффа, при которой гриб поражает обонятельные ямки сеголеток и двухлеток карпа во время зимовки. Это заболевание часто бывает в зимовальных прудах на северо-западе нашей страны и в Белоруссии.

Основная мера борьбы с сапролегниозом — содержание водоемов при условиях, обеспечивающих хорошую аэрацию и чистоту воды.

В условиях аквариума пораженных рыб можно попытаться оздоровить следующими способами:

- ежедневно погружать на 10—15 мин в раствор перманганата калия (1 г на 100 л воды);
- помещать на 15—30 мин в раствор поваренной соли (2,5 г соли на 1 л воды);
- держат пораженных рыб до двух дней в слабом растворе метиленовой сини (3 мл 1%-ного раствора краски на 10 л воды).

Икринки рекомендуется выдерживать в течение 15 мин в растворе формалина при разведении 1 : 500 и 1 : 1000 (40% продажного), или 1 ч в слабом растворе медного купороса (1 : 200 000), или 15 мин в растворе перманганата калия (1 : 100 000).

В последние годы предложено обеззараживать воду действием ультрафиолетовых лучей.

Некоторые виды сапролегниевых грибов паразитируют на простейших, рачках, коловратках, губках.

Летом 1950—1951 гг. отмечалась массовая гибель планктонных рачков (*Eurytemora hirundoides*) у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря (в 200 км к северу от Аландских островов). Причиной гибели оказался гриб *Leptolegnia baltica*. Так как этот рачок составляет в Ботническом заливе с июня по сентябрь более 50, а часто 80—90% всего зоопланктона, то выпадение его привело к уменьшению количества сельди и снижению ее промысла.

Другой морской вид сапролегниевых грибов — *Leptolegnia marina* — вызывает массовые заболевания горохового краба (*Pinnothereus pisum*) и некоторых моллюсков. Этот вид отличается широким спектром действия, поражая яйца, эмбрионы и взрослых особей.

Летом 1965 г. в районе Севастопольской бухты Черного моря обнаружено массовое грибковое поражение развивающихся яиц двух видов усоногих рачков-балаюсов. Оно вызвано другой лептолегнией — *L. pontica*.

Большое практическое значение имеют грибы рода афаномицес, поражающие различные растения в условиях влажной почвы. Гриб развивается на корневой шейке, подсемядольном колене, иногда на семядолях (к о р н е е д). Пораженная часть буреет, становится тоньше, растения часто погибают. Развитию болезни способствуют высокая влажность (примерно 80%) и температура 20—25 °С. Особенно страдают проростки таких растений, как свекла, люцерна, вика. В СССР этот гриб обнаружен в почвах некоторых областей Украинской ССР и в Курской области.

ПОРЯДОК ЛЕПТОМИТОВЫЕ (LEPTOMITALES)

Родственно близки к сапролегниевым грибам водные лептомитовые грибы, из которых наиболее известен род *лептомитус* (*Leptomit*). Мицелий этих грибов очень тонкий (значительно тоньше, чем у сапролегниевых), он ветвится и по всей длине имеет перетяжки с ложными перегородками, где располагаются «пробочки» из целлюлина. На мицелии возникают удлинённые зооспорангии, образующиеся из конечных участков мицелия или из сегментов гиф на его протяжении, иногда друг за другом, и созревают они в базипетальном направлении, т. е. раньше всех — самый верхний, за ним — следующий и т. д. (рис. 21). Зооспоры

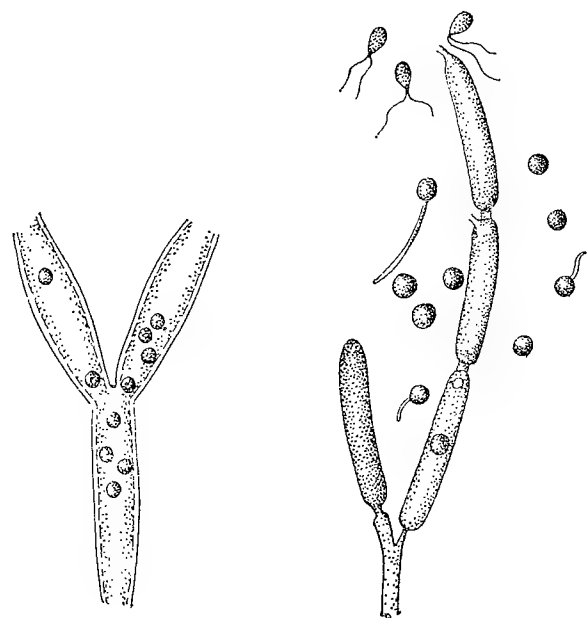


Рис. 21. Лептомитус (*Leptomit*).
Общий вид таллома с зооспорангиями и зооспорами.

дипланетичны и диморфны, как у сапролегниевых грибов. Но имеется вполне определенная тенденция к немедленному инцистированию зооспор первого типа у отверстия зооспорангия.

Гриб *L. lacteus* — единственный представитель рода лептомитус. Он живет в воде как сапротроф на растительных остатках. Он очень характерен для сильно загрязненных сточных вод (полисапроб). Половой процесс у этого гриба не известен.

Во многих водоемах, где в результате сброса сточных вод, замедления течения воды, выпуска перегретой воды с предприятий концентрируются органические вещества и минеральные соединения, создается таким образом высокая сапробность. В таких условиях *L. lacteus* развивается в больших количествах и может причинять большой вред. Его мицелий может забивать водоочистные сооружения, орудия лова рыб и т. п. Бывает, что массовое развитие биообрастаний, состоящих главным образом из мицелия *L. lacteus* и бактерий, вызывает покрытие слизью выставленных орудий лова и забивание их ячей. В результате этого резко снижаются уловы рыбы и рыболовецкие предприятия этих мест не выполняют намеченных планов. Против таких явлений применяют меры, предотвращающие вредное действие гриба.

ПОРЯДОК ЛАГЕНИДИЕВЫЕ (LAGENIDIALES)

Лагенидиевые — обитатели в основном пресных, реже морских вод. Очень немногие из них встречаются в почве. Подавляющее большинство видов лагенидиевых — паразиты водорослей, мицелиальных водных грибов (главным образом сапролегниевых), микроскопических животных. Представители рода *лагена* (*Lagena*) паразитируют на корнях некоторых злаков и дикорастущих трав. Очень немногие из этих грибов ведут сапротрофный образ жизни. Большинство из них ограничивается узким кругом хозяев, что характерно для истинных паразитов.

Лагенидиевые грибы нелегко найти в природе, и многие из них не растут в культуре. В настоящее время культивируют такие грибы из рода *лагенидиум* (*Lagenidium*): *L. giganteum*, паразитирующий на личинках комаров и рачках; *L. humanum*, развивающийся на коже человека как сапротроф; из рода *сирольпидиум* (*Sirolpidium zoophthorum*) — морской гриб, поражающий моллюсков и личинок устриц.

В пределах этой группы имеются особи с различной степенью развития таллома — от одноклеточного до хорошо развитого, нитчатого, в зрелом состоянии разделенного перегородками на многоядерные клетки. Такой таллом может заражать уже несколько клеток хозяина.

При бесполом размножении образуются зооспорангии: один или несколько, иногда одновремен-

но (расположенные в ряд) или последовательно. В зооспорангиях образуются двужгутиковые зооспоры. Для многих лагенидиевых характерно, что из отверстия шейки зооспорангия зооспоры выходят в пузыре, в котором иногда происходит окончательное формирование и созревание зооспор. У многих видов отмечается дипланетизм зооспор.

Половой процесс представляет собой или слияние двух одноклеточных особей, или (у более развитых) оогамия. Зигота превращается в толстостенную покоящуюся спору. Однако у многих видов такая ооспора развивается без полового процесса (партеногенетически).

Из одноклеточных представителей широко распространён гриб из рода *ольпидиопсис* (*Olpidiopsis saprolegniae*), паразитирующий на сапролегнии. Двужгутиковая зооспора попадает на гифу сапролегнии, одевается оболочкой и переливает свое содержимое внутрь мицелия сапролегнии. Током плазмы хозяина, а отчасти и за счет собственной активности, она переносится обычно в кончик гифы гриба-хозяина, вызывая местное вздутие. Разросшись и одевшись оболочкой, паразит преобразуется в зооспорангий, имеющий шейки (одну или несколько), которые прободают оболочку гифы сапролегнии и выпускают зооспоры (рис. 22). Такой цикл развития повторяется через 2—3 суток. При неблагоприятных условиях питания наступает половой процесс. Две разновеликие особи внутри гифы хозяина, одевшись предварительно оболочками, копулируют. При этом содержимое меньшей особи через отверстие, или пору, образующуюся в оболочке, переходит в большую, а опустевшая оболочка меньшей клетки остается на поверхности большей клетки. При прорастании покоящихся спор образуются зооспоры.

У близкого вида, паразитирующего на грибах рода ахлия, отмечается дипланетизм, как у сапролегниевых грибов. У него же и у некоторых других видов, если зооспора находится вдали от своего хозяина, то она останавливается и прорастает в тонкую, иногда разветвленную, так называемую поисковую гифу.

Другой одноклеточный гриб — *Lagena radicata*, паразитирующий в корневых волосках и корнях пшеницы и других злаков, вызывает их увядание. Vegetативное тело этого гриба обычно имеет удлинённую форму и иногда изогнуто. Оно превращается в зооспорангий, открывающийся выводковой трубкой (шейкой), прободющей оболочку корня или корневого волоска. На конце горлышка возникает пузырь, в котором формируются зооспоры (рис. 23).

При половом процессе две близлежащие особи, не отличающиеся друг от друга, сливаются. Содержимое одной из них переходит в другую, где и образуется покоящаяся клетка о о с п о р а.

Для рода лагенидиум, представители которого паразитируют главным образом на одноклеточных

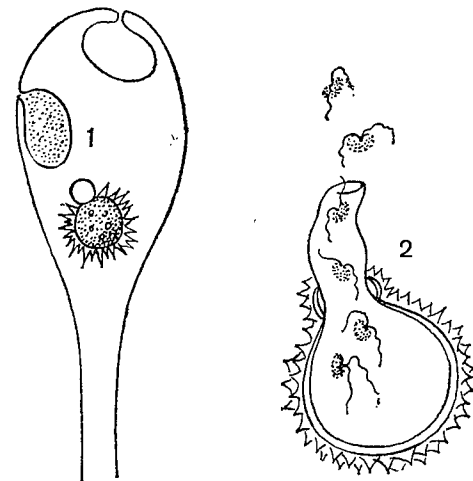


Рис. 22. Ольпидиопсис (*Olpidiopsis*):

1 — паразит в кончике гифы сапролегнии (вегетативное тело, опустевший зооспорангий и зигота); 2 — прорастание зиготы.

и нитчатых зеленых водорослях, характерно наличие мешковидного мицелия, образующего короткие ветви. По созревании этот мицелий делится поперечными перегородками на многоядерные клетки, каждая из которых может стать или зооспорангием, или оогонием, или антеридием. Однако у некоторых видов таллом не делится на клетки и образует один зооспорангий или гаметангий. Образование зооспор происходит в пузыре, возникающем на конце шейки (рис. 24). Оогоний и антеридий иногда не резко отличаются друг от друга. У гомоталличных видов они могут сформироваться из соседних клеток таллома, а у гетероталличных — из клеток разных экземпляров. В оогонии дифференцируется одна яйцеклетка. Содержимое антеридия через оплодотворяющий отрог переходит в оогоний, который после этого вздувается, и в этом вздутии покоится одна ооспора, при прорастании которой возникает ростковая гифа, или зооспоры.

В пресноводных водорослях или в нематодах паразитируют грибы рода *мизоцитиум* (*Myzocytium*), вегетативное тело которых имеет перетяжки и образует часто серию зооспорангиев, расположенных в ряд.

Паразитические лагенидиевые, как и многие другие водные грибы, могут быть причиной эпидемий. Так, *Petersenia lobata* вызывает массовую гибель красной водоросли *сейроспоры* (*Seirospora*) в Средиземном море, *Myzocytium proliferum* — гибель спирогиры и т. д.

Происхождение и филогенетические связи лагенидиевых неясны. Возможно, они произошли от питиевых, но редуцировались вследствие внутриклеточного паразитизма.

Грибы с двужгутиковой подвижной стадией (сапролегниевые, лептомитовые, лагенидиевые и

др.), по-видимому, имеют иное происхождение, чем грибы с одножгутиковой подвижной стадией. Обе эти группы отличаются параллелизмом хода развития, что представляет собой явление конвергенции.

ПОРЯДОК ПЕРОНОСПОРОВЫЕ
(PERONOSPORALES)

Пероноспоровые по сравнению с сапролегниевыми и лептомитовыми представляют собой следующий этап приспособления грибов к жизни на суше. Это довольно древняя группа, возникновение которой относят к палеозойской эре (карбон), наиболее эволюционировавшая среди оомицетов. В ней насчитывается несколько сотен видов, причем наибольшее их число входит в семейство пероноспоровых (Peronosporaceae), представители которого характеризуются более совершенными признаками, тогда как другие семейства содержат значительно меньше видов и эволюционно менее прогрессировали.

Порядок пероноспоровых делят на 3 семейства: пероноспоровые, питиевые (Pythiaceae) и цистоновые (Cystosporaceae).

По приуроченности к среде обитания виды пероноспоровых грибов можно отнести к гидрофилам, зоофилам и фитофилам.

Гидрофилами и зоофилами являются лишь некоторые представители семейства питиевых, тогда как преобладающее большинство видов отно-

сится к фитофилам. Соответственно этому у них выработались и различные приспособления для расселения в природе по воздуху, по воде, с помощью животных и человека.

Приспособления для распространения в водной среде сохранились у представителей всех семейств порядка. В цикле развития многих видов имеется стадия подвижных зооспор. Однако водная среда, играющая основную роль в распространении настоящих водных грибов, имеет у пероноспоровых грибов лишь ограниченное значение, обеспечивая только кратковременные связи гриба с водным субстратом.

Представителям родов *питуум* (Pythium), *фитофтора* (Phytophthora), *склероспора* (Sclerospora), *базидиофора* (Basidiophora), *плазмонара* (Plasmopara), *цистонус* (Cystopus) и отчасти *пероноспора* (Peronospora) свойствен особый механизм образования и выталкивания зооспор из их вместилищ — зооспорангиев, которые или отчлениются от спораносцев, или (у наиболее примитивных форм) остаются прикрепленными к несущим их гифам. Типично наземные представители семейства пероноспоровых выработали другие приспособления для распространения в природе. У них известно наличие особых гигроскопических торзионных механизмов. Древовидно разветвлен-

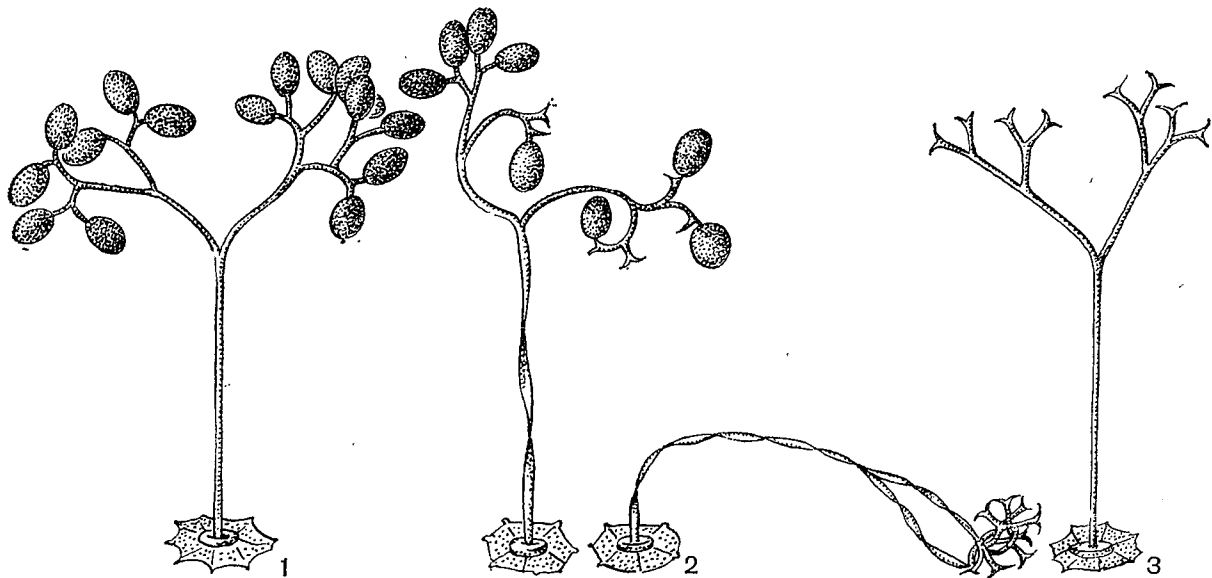


Рис. 25. Механизм разбрасывания конидий спораносцами *Peronospora tabacina*: 1 — спораносец, выступающий из устьица; 2 — торсионное движение спораносца; 3 — спораносец после сбрасывания спор.

ные спораносцы под влиянием даже небольшого изменения влажности воздуха способны к вращению вокруг длинной оси. Вращение сопровождается сбрасыванием созревших спор с ветвей, и последние, подхваченные токами воздуха, переносятся на большие расстояния. Предполагается, что клеточные стенки спораносцев, содержащие в своем составе целлюлозу, обладают спиральной структурой и это определяет их торсионные свойства (рис. 25).

Расселение пероноспоровых грибов в природе происходит и при помощи человека. Этим способом в основном распространяются виды, паразитирующие на хозяйственно ценных, интродуцированных человеком растениях. Клубни, плоды, луковицы, отводки, отдельные органы и целые растения, пораженные этими грибами, разносят своих спутников на дальние поля, в другие страны и на новые континенты. Не уничтоженные и не обезвреженные остатки таких растений обеспечивают сохранение покоящихся форм пероноспоровых грибов в условиях почвы и возобновление видов из года в год.

Пероноспоровые грибы чрезвычайно широко распространены на земном шаре. Некоторые из них встречаются решительно повсюду, где произрастают высшие растения. К ним относятся, например, цистоновые грибы, обнаруживаемые и за полярным кругом, и в тропиках. При продвижении с юга на север количество видов заметно уменьшается. Благодаря особенностям своего развития и образу жизни наибольшее распространение они имеют в низменностях, где поселяются на равнинах в стадиях, примыкающих к рекам,

озерам и другим естественным и искусственным водоемам, отличающихся особым микроклиматом, главным образом высокой влажностью. Многие виды обитают в предгорных зонах, отдельные встречаются и в горах, преимущественно в сырых ущельях на теневыносливых растениях. В нижнем горном поясе, примерно до 1000 м над уровнем моря, способны обитать грибы довольно большого числа видов. В высокогорьях — в средней, верхней и субальпийской зонах — их заметно меньше. Но иногда базидиофоры (*Basidiophora entospora*) и отдельные виды плазмонары и пероноспоры поднимаются до высоты 3000—3800 м над уровнем моря, в зону, граничащую с вечными снегами. Определенные равнинные виды не поднимаются в высокогорья, а высокогорные виды не спускаются в равнины. Только высоко в горах встречаются, например, *Peronospora dipelta* и *P. gypsophilae*. В степях и пустынях также обитает незначительное число видов. Однако и в пустыне зарегистрированы отдельные виды пероноспоровых грибов. В пустынях Средней Азии встречается, например, *Plasmopara rugosa* на анемоне, *P. consolidae* на дельфиниуме, в условиях пустыни центральной части Араатской долины иногда обильно развивается *Peronospora effusa* и другие виды.

По характеру развития пероноспоровые грибы — эфемеры. Они требуют короткого времени для образования спораносения и затем относительно быстро отмирают, но при помощи своих спор, попавших на благоприятные субстраты, развиваются заново, возрождаясь в новых поколениях, формирующих новые генерации спор,

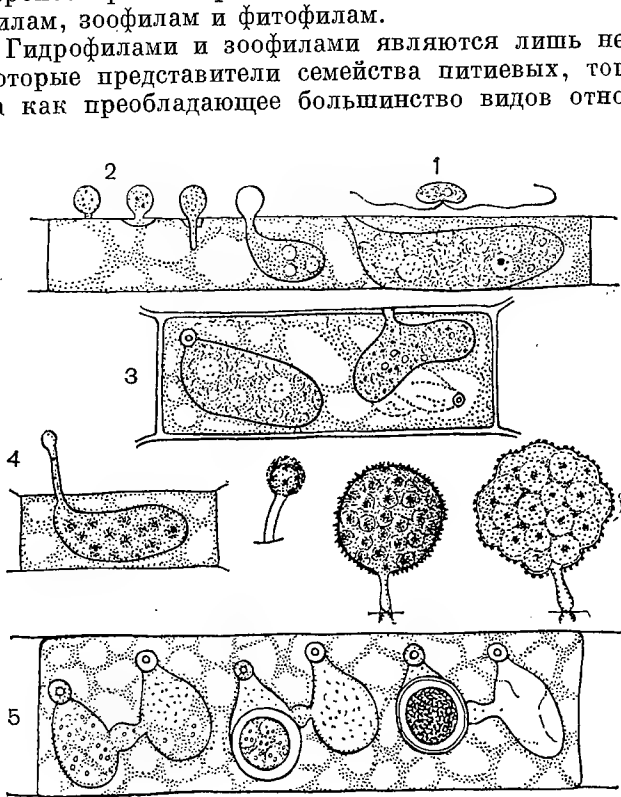


Рис. 23. Лагена радицикола (*Lagena radiculicola*): 1 — зооспора; 2 — внедрение паразита в клетку корня злака; 3 — талломы в клетке корня; 4 — развитие зооспорангия и выход зооспор; 5 — половой процесс.

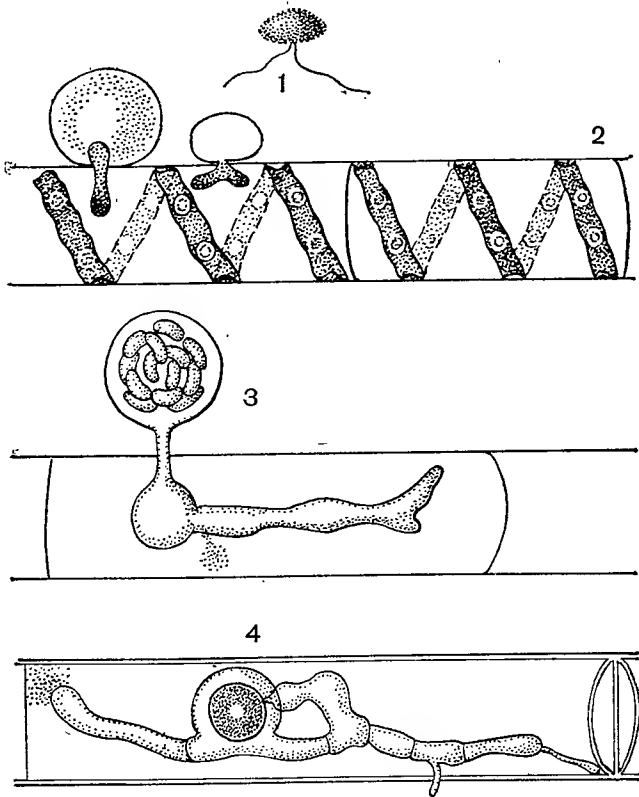


Рис. 24. Лагенидиум (*Lagenedium*): 1 — зооспора; 2 — проникновение паразита в клетку; 3 — образование и выход зооспор; 4 — половой процесс.

многократно повторяющиеся в течение вегетационного периода.

Наибольшего развития пероноспоры грибов достигают в ранневесенний, весенний и весенне-летний периоды. В это время года, по существу, во всех зонах обитания нарастает численность видов и частота их появления. Некоторый подъем развития пероноспоровых грибов происходит и осенью, что связано с выпадением обильных осадков и смягчением температурного режима.

Самые ранние находки пероноспоровых грибов в средней полосе нашей страны относятся к апрелю — маю, когда они появляются на анемонах, сныти, дымянке, хохлатке. Преобладающее число видов отмечается в июне, наиболее благоприятно по количеству выпадаемых осадков. На севере в условиях Западной Сибири виды пероноспоровых грибов появляются позднее, обычно в последних числах мая; первыми из них под пологом осинового леса обнаруживаются на сныти *Plasmopara aegorodii* и на герани *P. geranii-pratensis*. Большинство видов развивается во второй половине июня, в первой и второй декадах июля, а в отдельные годы и в августе. В Средней Азии пероноспоровые грибы появляются значительно раньше. Даже в начале второй декады февраля можно увидеть *Peronospora media*, *P. lepidii-sativa*, *P. polygoni*, однако столь же быстро, уже через месяц, развитие пероноспоровых грибов затухает, так как они не выносят низкую влажность воздуха и высокую температуру.

У пероноспоровых грибов тело состоит из гифницы, более или менее разветвленной, с гифами, довольно тонкими у представителей одних семейств (2—3 мкм) и относительно толстыми у других (7—12 мкм). Мицелий, как правило, в начале развития несептированный, но впоследствии изредка образует перегородки, чаще всего при отделении старых участков гиф от нарастающих новых. Кроме того, на нем всегда возникают перегородки, вычленивающие органы спороншения.

Помимо однолетнего мицелия, у пероноспоровых грибов имеется мицелий многолетний, способный сохраняться в латентном состоянии внутри некоторых органов растений, например в луковицах, семенах и т. п., или продолжать активно развиваться в корнях, стеблях, стволах, ветвях многолетних растений.

У сапротрофных видов гифница стелется главным образом по поверхности субстрата, у паразитных приурочена к жизни в организме хозяина, разрастаясь там локально, в виде отдельного небольшого очага, или распространяясь диффузно по всему растению. Она пронизывает все его органы — корни, стебель, листья, цветки и цветоносы, плоды и плодоножки, семена (семенную оболочку), а иногда и завязь.

В процессе эволюции пероноспоровых грибов и адаптации к водным и наземным условиям существования у них выработались многие ценные

приспособительные вегетативные признаки. Для длительного переживания при неблагоприятных условиях среды мицелий формирует хламидоспоры — образования с относительно толстой оболочкой и с большим запасом питательных веществ.

В оогонии возникает (в отличие от других оомикетов) лишь одна ооспора. Ооспоры, заполняющие (плеротические) оогоний, или ооспоры, не заполняющие (аплеротические) оогоний, у грибов разных видов имеют оболочку различной скульптуры — гладкую, складчатую, бугорчатую, бородавчатую, сетчатую, шиповатую. Известны случаи, когда ооспоры образуются без оплодотворения, партеногенетически.

Своего рода «забота о потомстве» имеется у вышних представителей порядка *Peronosporales* — членов семейств пероноспоровых и цистоковых. У этих облигатных паразитов оплодотворение по месту заложения половых органов обязательно внутреннее, глубинное, при котором зигота оказывается защищенной многими слоями клеток хозяина, тогда как у полупаразитов из семейства питиевых оплодотворение преимущественно поверхностное, наружное, не всегда защищенное покровными питающего растения. Количество закладываемых органов полового размножения обычно очень большое, в результате чего образуется неисчислимо множество ооспор, например у *Sclerospora graminicola* в листьях мотара, *S. secalina* в листьях ржи, *Plasmopara viticola* в листьях винограда.

Но у отдельных представителей этого порядка ооспоры образуются не всегда, в небольшом количестве или совсем отсутствуют. Значение ооспор не только в постоянно происходящих процессах видо- и формообразования, но и для сохранения видов в природе. Ооспоры не менее года пребывают в латентном состоянии в остатках пораженных растений, попавших в почву, и часто не активизируются до полного разложения остатков, после чего под влиянием чередования намачивания, высушивания, нагрева и охлаждения они созревают, выходят из состояния покоя и становятся способны к ферментативной деятельности. Они прорастают затем с образованием ростковой трубки или зооспорангия. Этот процесс прослежен у паразитирующего на винограде вида *Plasmopara viticola*, но у многих видов еще не установлен.

СЕМЕЙСТВО ПЕРОНОСПОРОВЫЕ (PERONOSPORACEAE)

Это наиболее крупное семейство порядка пероноспоровых, содержащее наиболее высокоорганизованных представителей. По своим чертам семейство значительно отличается от предыдущих. Все виды — наземные формы, поселяющиеся исключительно на живых растениях. Все они — облигатные паразиты, поражающие при благопри-

ятных условиях растения в любом возрасте и активно воздействующие на своего хозяина в течение вегетационного периода. В остатках пораженных растений, находясь в латентном состоянии, они доживают до следующего вегетационного периода и таким образом возобновляются из года в год.

Связи пероноспоровых с питиевыми можно усмотреть не только в морфологической близости, но в некоторых биологических особенностях видов, например в способности (правда, немногих представителей) заселять корни растений (*Plasmopara helianthi*, *Peronospora ficariae*). Сохранившаяся в цикле развития отдельных видов стадия зооспор также свидетельствует об этих связях. Большинство же грибов семейства пероноспоровых заселяют листья растений, в ряде случаев цветки (*Peronospora cogollae*, *P. radii*).

Семейство представлено пятью родами — *Basidiophora*, *Sclerospora*, *Plasmopara*, *Peronospora*, *Bremia*. Основные особенности строения органов бесполого размножения те же, что и у других пероноспоровых, — отсутствие особых приспособлений для защиты от вредного воздействия факторов среды (нагрева, охлаждения, инсоляции и т. п.). Роды в структурном отношении четко различаются. Общая для всех черта (за исключением *Basidiophora*) — древовидная форма спороносцев. Структурные признаки указывают на наличие двух основных направлений морфогенеза этих грибов в процессе эволюции, обусловивших родовое разнообразие. Одно из них — это усложнение ветвления спорангиеносцев от простого и беспорядочного к более сложному и четко выраженному (*Sclerospora*, *Plasmopara*, *Peronospora*); другое — появление новой, особой структуры спороносца с расширенной вершиной (неразветвленного у *Basidiophora* и разветвленного у *Bremia*). Первое направление морфогенеза возникло, несомненно, ранее второго, что можно заключить по его более примитивным показателям и приуроченности видов к паразитированию на цветковых растениях таких семейств, как лилейные, злаковые, лютиковые и др.; второе — значительно позже, что явствует из специализации видов *Basidiophora* и *Bremia* в пределах наиболее высокоорганизованного из цветковых растений семейства сложноцветных.

Грибы семейства пероноспоровых появляются ранней весной на семядольных листьях еще слабых всходов растений, а затем на настоящих листьях, цветках, плодах, реже на стеблях и корнях, вызывая иногда местное поражение, но чаще болезнь всего растения. Присутствие гриба обнаруживается в виде светло-зеленых, угловатых или расплывчатых, постепенно буреющих пятен на верхней стороне листовых пластинок и войлочного налета белого, серого, серовато-фиолетового или серовато-ржавого цвета на нижней. При диффузном поражении растения гриб сильно угнетает процессы его роста. Больное растение пре-

вращается в карлика, малообильного и не плодоносящего; оно недолго вегетирует и обычно вскоре засыхает. Распространение грибов и заражение ими растений происходит в течение всего вегетационного периода, однако жаркая и сухая погода не только задерживает, но и исключает развитие паразитов. Повышенная влажность воздуха и умеренная температура способствуют нашествию пероноспоровых грибов на растения в полях, лугах, лесах и зачастую ведет к значительному преобладанию их над другими видами паразитных грибов.

Для мицелия грибов семейства пероноспоровых характерно наличие гаусторий (пузыревидных, пальцевидных, простых и разветвленных), проникающих в клетки растения-хозяина. Как правило, межклеточный мицелий не выходит из тканей в воздушную среду, а образующийся поверхностный налет — это бесполое спороншение гриба, состоящее из густого сплетения спороносцев, несущих споры, осуществляющие расселение вида и заражение новых растений. Половое спороншение возникает внутри тканей во всех органах хозяина и выявляется часто уже весной. Однако это больше связано с наступлением жаркого летнего периода, а осенью — холодного. Роль ооспор в жизненном цикле видов не всегда ясна, так как прорастание ооспор у отдельных видов, по наблюдениям исследователей, сомнительно. В этих случаях гриб резервируется, по-видимому, в зимующих органах растений, в корнях многолетников или в семенах.

Благодаря приспособительным структурным и биологическим признакам пероноспоровые грибы относительно легко адаптируются к условиям среды и многие их виды очень широко расселены в природе, таковы *Plasmopara viticola*, *P. helianthi*, *Peronospora tabacina*, *P. destructor*.

Хотя все виды пероноспоровых — облигатные паразиты, у каждого проявляется своеобразие во взаимоотношениях с питающим его организмом. Так, например, нападение одних грибов на растения осуществляется через корневые волоски; других — только через устьица (рис. 26); наконец, третьих — через непосредственное прободение эпидермальных клеток. Эти грибы приурочены к определенным органам и тканям, а развитие их зависит от условий среды.

Некоторые роды пероноспоровых приурочены к определенным семействам цветковых растений. Например, только *Sclerospora* поражает злаки, только *Plasmopara* — зонтичные и виноградовые, только *Peronospora* — бобовые, крестоцветные, розоцветные и др. Но на некоторых семействах цветковых паразитируют различные роды пероноспоровых, хотя не на одном и том же виде растения-хозяина, а на разных видах. Например, на лютиковых и гераниевых встречаются *Plasmopara* и *Peronospora*, на сложноцветных — *Basidiophora*, *Plasmopara*, *Peronospora* и *Bremia*.

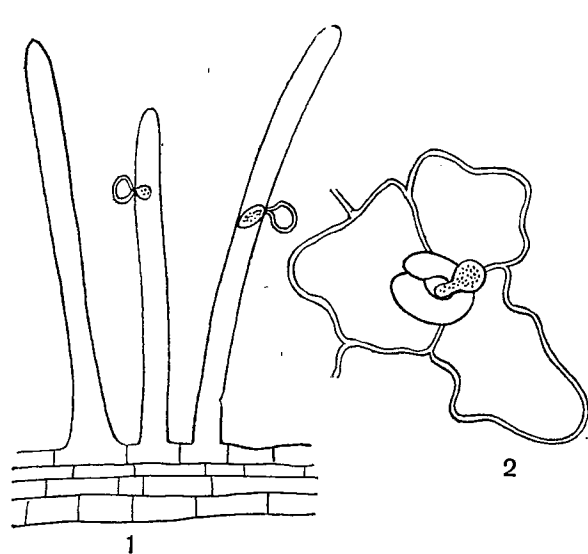


Рис. 26. Внедрение ростков зооспор в растения:
1 — зооспоры *Plasmopara helianthi*, проникающие в корневой волосок подсолнечника; 2 — зооспора *P. viticola*, проникающая в ткань листа винограда через устьице.

Некоторые пероноспоровые грибы, поражающие цветковые растения одного и того же семейства, довольно узкоспециализированы в пределах рода, а иногда и вида питающего растения, но морфологически мало отличаются друг от друга. При тщательной ревизии они зачастую оказываются не видами, а специализированными формами, или расами. В других случаях их можно считать самостоятельными видами по комплек-

су свойств (ареал, физиологические особенности) даже при слабо выраженных морфологических различиях. Это относится к виду *Peronospora tabacina*, видам *Plasmopara* на зонтичных, видам *Peronospora* на крестоцветных, на бобовых и т. д.

Род *базидиофора* (*Basidiophora*, табл. 5) относится к наиболее редко встречающимся пероноспоровым грибам, хотя и распространен во многих странах Европы, Америки, Австралии. Он необычен по своему строению и не имеет аналогов ни в порядке пероноспоровых, ни вообще среди низших грибов. По типу спороношения у него обнаруживается структурное сродство с некоторыми высшими грибами (рис. 27). Характерные для рода спороносцы не разветвлены, на вершине булавовидно вздуты и по форме напоминают базидии гименомицетов.

Род представлен всего двумя видами — *B. entospora* и *B. kellermanii*. Первый из них поражает прикорневые листья мелкопестника (табл. 5). Спороносцы выступают на поверхность листьев из устьиц небольшими группами, образуя нежный беловатый налет. На их вершинах на небольших коротких отростках одиночно возникают лимоновидные споры. К периоду созревания споры отчлениваются с небольшой «ножкой» — частью несущего отростка. Споры являются типичными зооспорангиями и, помещенные в воду, прорастают с образованием зооспор, которые выходят наружу через верхний сосочек. Одновременно внутри тканей листьев на межклеточном ветвистом мицелии, снабженном пузыревидными гаусториями, возникают органы полового размножения — оогонии и антеридии, а затем формируются желтоватые, с толстой, многослойной, складчатой оболочкой ооспоры. Этот вид был впервые найден во Франции в 1868 г., а впоследствии обнаружился повсеместно, но нечасто в различных климатических зонах. *B. entospora* поражает также золотарник и астры, а *B. kellermanii* — циклаху дурнишниковую.

Род *склероспора* (*Sclerospora*) распространен более широко и содержит около 20 видов. Представители его встречаются в Европе, Азии, Америке и Африке, причем большинство видов приурочены к тропическим и субтропическим областям. Грибы этого рода поражают лишь растения из семейства злаковых, в том числе такие важнейшие сельскохозяйственные культуры, как пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, просо, сорго, могар, сахарный тростник. Грибы вызывают пятна на листьях, образуя с нижней стороны пластинки обычный для пероноспоровых грибов налет, размочаливание листа и гипертрофию разных органов.

Мицелий склероспоры межклеточный, ветвистый, иногда с пузыревидными гаусториями. Спороносцы низкорослые, с беспорядочно расположенными толстыми ветвями, на концах с небольшими отростками, несущими одиночные споры без сосочка (рис. 27). У грибов многих видов это спороношение не развивается (*S. secalina*) или настолько эфемерно, что его редко удается заметить. Вообще бесполое спороношение у отдельных видов не играет существенной роли в их жизненном цикле. Преимущественное значение у них имеет половая стадия развития. Ооспоры образуются внутри тканей хозяина в таком множестве, что становятся заметными даже при рассмотрении пораженных листьев без лупы.

К наиболее известным и распространенным видам относится *S. graminicola* (табл. 5), паразитирующий на растениях щетинника, сорго и проса. На листьях проса этот гриб вызывает беловатый, матовый, нестирающийся налет, не изменяя общего облика растения. В то же время паразит нещадно истребляет растения могара. В зараженном растении он развивается очень быстро и заполняет все его органы. К завершению цикла развития гриба все ткани листа, кроме проводящих, оказываются «нафаршированными» ооспорами. Эти участки листьев обезвоживаются, высыхают, разрушаются и вываливаются из листа. При этом ооспоры высыпаются в виде золотистой пыли. От листьев остаются мочаловидные пучки (табл. 5). Нарушается и внешний вид растений, которые становятся кустистыми, образуют многочисленные пасынки и мелкие, уродливые и бесплодные метелки.

В СССР *S. graminicola* распространена на могаре в Омской области и на Алтае, а на щетиннике зеленом повсеместно.

S. secalina относится к видам ограниченно распространенным, однако встречается не только на севере, где был вначале обнаружен Н. А. Н а у м о в ым (Архангельская область), но и на юге (Львовская область), а недавно найден в Прибалтике. Особенностью этого вида являются его сокращенный цикл развития и способность к образованию одной лишь стадии ооспор в листьях растений, на которых он паразитирует. Гриб поражает лишь рожь *Secale cereale*. По сравнению с другими видами особо сильного воздействия на своего хозяина он не оказывает.

Вредоносны *S. maydis* и *S. philippinensis*, паразитирующие на кукурузе, *S. sacchari*, *S. spontanea* — на сахарном тростнике и других злаках.

Род *плазмонара* (*Plasmopara*) содержит несколько десятков видов, из которых многие широко распространены на разных континентах земного шара. Род характеризуется спорангиеносцами, многократно моноподиально разветвленными, как правило, под прямым углом, на вершинах с 3—4 небольшими отростками, несущими споры (рис. 27). Последние овальные, часто бочковидные, с сосочком на вершине и ножкой. Прорастание осуществляется образованием зооспор.

Гриб сохраняется в природе и возобновляется из года в год при помощи ооспор или зимующего мицелия, который снабжен пузыревидными гаусториями.

Виды плазмонары паразитируют на цветковых растениях многих семейств, вызывая тяжело протекающие заболевания, заканчивающиеся гибелью растений. Они поражают преимущественно травянистые растения, изредка кустарники. Заболевание проявляется диффузно, с поражением всего растения и сопровождается отставанием роста, карликовостью, или местно, в виде угловатых, просветленных, как бы маслянистых, растекающихся вдоль жилок пятен на листьях, с белым, сероватым или буроватым налетом.

Многие представители плазмонары (грибы разнообразных видов, разновидностей, подвидов и форм ее) паразитируют на растениях семейства лютиковых — ветреницах, пролесках, василистниках, живокости.

На крыжовниковых изредка встречается *P. ribicola*, на гераниевых паразитируют *P. pusilla*, *P. geranii-pratensis*, *P. geranii-sylvatici*; на бальзаминовых — *P. obducens*; на виноградовых — *P. viticola*, *P. amurensis*, *P. chinensis*.

Многие представители семейства зонтичных подвергаются нападению грибов из рода плазмонары: *P. aegorodii* паразитирует на сныти, *P. angelicae* — на дуднике, *P. chaerophylli* — на пупуре, *P. laserpitii* — на гладыше, *P. sii* — на поручейнике, а другие виды — на борщевике, горчичнике, будренце, гирче, подлеснике, любистоке, болиголове, моркови, сельдерее, пастернаке.

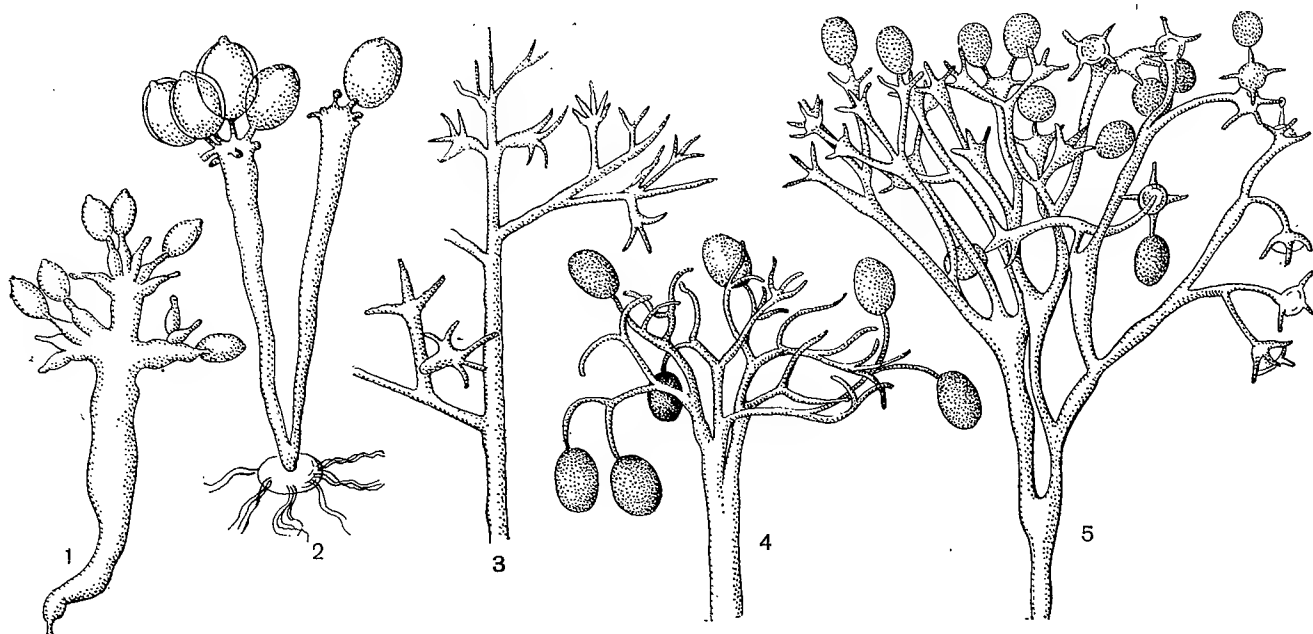


Рис. 27. Конидиеносцы пероноспоровых грибов:
1 — склероспора; 2 — базидиофора; 3 — плазмонара; 4 — пероноспора; 5 — бремия.

Некоторые грибы рода плазмopара, паразитирующие на хозяйственно ценных культурах, вызвали катастрофические бедствия в тех странах, в которых они впервые появились. В прошлом веке в Европу из Северной Америки был завезен возбудитель *милдью винограда* (*P. viticola*), нанесший неисчислимый ущерб виноградникам Франции, а потом и других стран, особенно в средиземноморской зоне. Распространился он также и в Азии и в Африке. Гриб поселяется на виноградной лозе, поражая листья, усики, цветки, плодоножки, ягоды. Его развитие зависит от температуры и влажности. В благоприятные для него годы с обильными дождями и росами он способен уничтожить значительную долю урожая винограда, накапливаясь в природе сначала на порослях и одичавших кустах винограда.

В. Мюллер (1922) установил корреляцию между инкубационным периодом развития паразита и температурой. Эта зависимость, показанная для Бадена (Германия), выражена автором в виде кривой, получившей название «кривая Мюллера». Позднее к ней были сделаны дополнения для других зон виноградарства, в том числе в нашей стране (Н. И. Олтаржевский, Д. Д. Вердеревский). *P. viticola* поражает также другие виды винограда.

Не менее вредоносен возбудитель ложной мучнистой росы подсолнечника *P. helianthi* (табл. 5), завезенный в Европу из Северной Америки в XX в. Он распространен во многих странах Европы, Азии и Америки почти во всех зонах производственного возделывания подсолнечника. Нападая на это растение, гриб поражает все его органы и, поселяясь в точке роста, воздействует столь сильно на ростовые процессы, что такое мощное в здоровом состоянии растение превращается в слабого карлика (табл. 5). Его деформированные листья покрыты белым налетом, крошечная корзинка, потерявшая свойство гелиотропизма, тесно прижата к стеблю и несет пустые или неполноценные семена. Гриб способен значительно снизить в благоприятные для него годы урожай семян подсолнечника. *P. helianthi* содержит морфологические и специализированные формы, приуроченные к разным видам подсолнечника; ему свойствен необычный для пероноспоровых грибов полиморфизм.

Из видов плазмopары, поражающих культурные растения, менее вредоносны и не ежегодно встречаются виды, паразитирующие на моркови, фенхеле, сельдерее, петрушке, пастернаке, а также на астрах и золотарнике.

Род *бремия* (*Bremia*) своеобразен в семействе пероноспоровых, отличительные признаки которого достаточно выделяют его среди остальных родов семейства. По особенностям строения спороносного аппарата и образу жизни *бремия* считается одним из наиболее продвинутых в

эволюционном отношении и полностью наземным. Относительно высокое положение видов *бремия* в порядке пероноспоровых подтверждается также тем, что эти грибы обнаруживаются избирательно на растениях наиболее высокоорганизованного семейства сложноцветных. Характер паразитирования, наличие рас, приуроченных к растениям одного только рода и даже вида питающего растения, — также свидетельство значительного эволюционного совершенства грибов рода *бремия*.

Отличительный морфологический признак рода — древовидно разветвленные конидиеносцы, с ветвями дважды и трижды дихотомически разветвленными, имеющими на вершинах ланевидные расширения с сидящими на них 2—8 короткими отрогами с тупыми концами. Каждый отрог несет по одной конидии (рис. 27). Последние снабжены на вершине сосочком, через который, однако, выходят не зооспоры, а росток мицелия. Внутри тканей питающего растения в межклетниках образуются оогонии и антеридии, там же возникают в результате полового процесса зимующие споры с гладкой или слегка бородавчатой оболочкой желтовато-коричневатого цвета.

Бремия вызывает сильное поражение растений. Грибы проникают в листья обычно непосредственно через эпидермис и развивают в тканях хозяина межклеточный мицелий с мешковидными гаусториями, вызывая диффузное или местное поражение с типичными для представителей семейства симптомами.

Виды *бремия* паразитируют на растениях семейства сложноцветных: *B. centaurea* — на васильках, *B. lampsaenae* — на бородавнике и осоте, *B. tulasnei* — на крестовнике и т. д. Наиболее известен и широко распространен во многих странах мира вид *B. lactucae*, паразитирующий на салате (табл. 6). Этой культуре гриб в отдельные годы наносит существенный ущерб. В составе его имеются многочисленные специализированные формы, поражающие дикие и сорные растения (свыше 125 видов), в том числе поповник, лопух, одуванчик (табл. 6), осот, бодяк, девясил и др.

Род *пероноспора* (*Peronospora*) наиболее богато представлен видами в семействе пероноспоровых и всего порядка *Peronosporales*. Он насчитывает около 300 видов, из которых большинство широко распространены в природе.

Виды *пероноспоры* поражают только травянистые растения из многих семейств. Мицелий у них с гаусториями разного типа. Аппарат бесполого размножения по своему характеру тот же, как и у остальных родов. Спорангиеносцы дихотомически разветвленные, с конечными ветвями прямыми или согнутыми, короткими или относительно длинными, раздвоенными под прямым или острым углом, заостренными на вершине, несущими одиночные споры

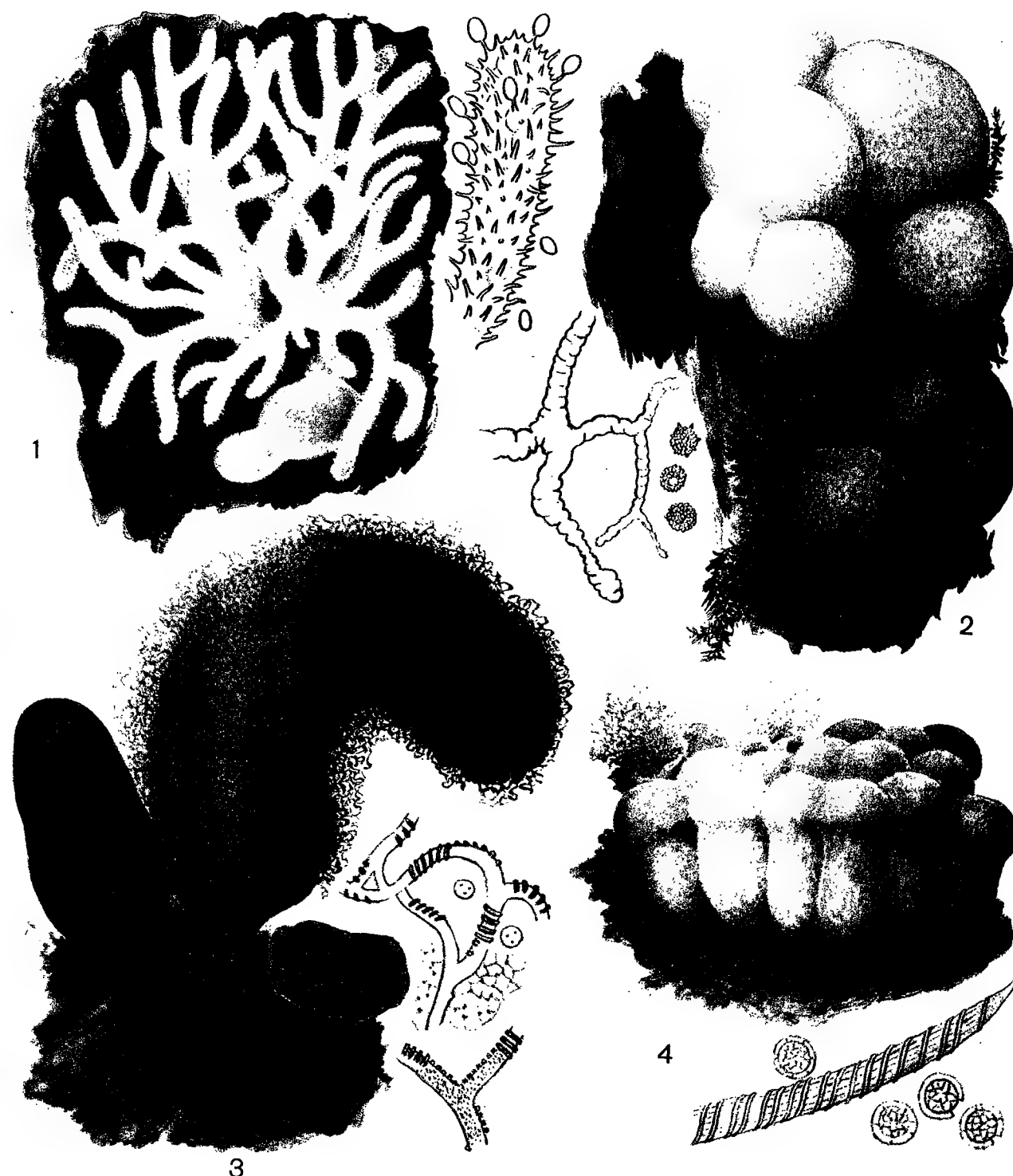


Таблица 1. Слизевики:

1 — цератиомикса (*Ceratiomyxa*): общий вид спороношения со спорами; 2 — ликогала (*Lycogala*): молодые (розовые) и старые (бурые) этели; слева — псевдокапиллиций и споры; 3 — арцирия (*Arceuthia*): внешний вид спороношения с капиллицием (в центре), справа — часть капиллиция и споры; 4 — трихия (*Trichia*): внешний вид спороношения (внизу — часть капиллиция и споры).

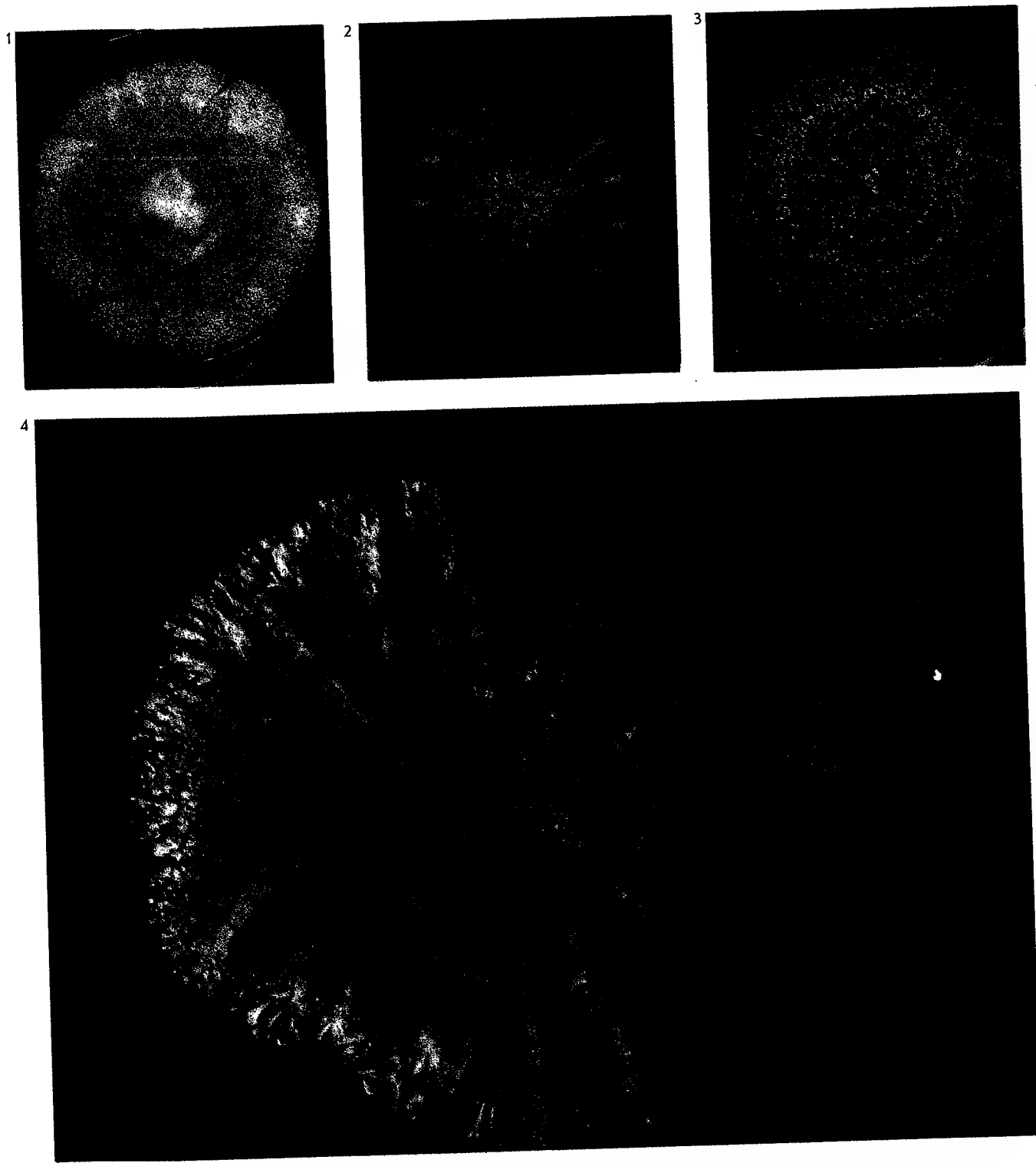


Таблица 8. Колонии эурициевых грибов на питательной среде:

1 — таларомицес желтый (*Talaromyces flavus*); 2 — конидиальная стадия гриба из рода эмерицеллопсис (*Emericellopsis*); 3 — петромицес чесночный (*Petromyces alliaceus*); 4 — эмерицеллопсис почвенный (*Emericellopsis terricola*).

(рис. 27). Последние овальные, чаще эллипсоидальные, без сосочка и ножки. Оогонии и антеридии образуются внутри тканей растения; ооспоры шаровидные, с гладкой, складчатой, бородавчатой или сетчатой оболочкой, желтовато-коричневые.

Род пероноспора содержит 2 подрода, различающихся по характеру прорастания спор бесполого размножения. Подрод *псевдопероноспора* (*Pseudoperonospora*) морфологически идентичен с родом *Peronospora*, но по биологическим свойствам он более примитивен. Споры здесь настоящие зооспорангии и прорастают с образованием зооспор. Подрод *эупероноспора* (*Euperoospora*) включает виды, потерявшие в процессе эволюции функцию формирования зооспор. Их споры — типичные конидии без вершинного сосочка, дающие при прорастании мицелиальные ростки, выходящие наружу непосредственно через оболочку в любой части ее поверхности.

Все грибы рода пероноспора — вредоносные паразиты, вызывающие болезни и гибель растений. Симптомы поражения местные и общие — пятна, налеты, деформации, карликовость. Эти грибы не вызывают поражения корней, они преимущественно поражают листья как всходов, так и взрослых растений. Некоторые виды приурочены к репродуктивным органам растений. Вид *Peronospora corollae*, обнаруженный В. Г. Траншелем на венчиках колокольчика и льнянки, растет бессимптомно в зараженных весной проростках, следуя за точкой роста до момента цветения, и только тогда спороносит на лепестках венчика. Аналогично ведет себя гриб *P. radii* на венчиках цветков различных сложноцветных — тысячелистника, пупавки, ромашки, а *P. tranzscheliana* — на цветках норичниковых, *P. violaceae* — на цветках ворсянковых, *P. scutellariae* и *P. stigmaticola* — на цветках губоцветных.

Виды пероноспоры широко распространены на растениях семейства лютиковых — лютике, ветренице (табл. 6), чистяке, живокости; гвоздичных — звездчатке, ясколке, дрёме, горичнике; крестоцветных — бурачке, котре, розоцветных — лапчатке, черноголовнике. Известно много видов этого рода, паразитирующих на растениях семейства бобовых — пажитнике, астрагале, остролистнике, вике, чине, сое, люцерне, клевере; на лилейных, норичниковых, маковых, тыквенных, крапивоцветных, коноплевых, гречишных, маревых, молочайных, дымянковых, первоцветных, вьюнковых, пасленовых, бурачниковых, губоцветных и т. д. Из них целый ряд видов — опасные для культурных растений паразиты.

Pseudoperonospora humuli (табл. 6) из представителей подрода псевдопероноспора, паразитирующий на диком хмеле и культурных сортах хмеля, распространен в Европе, Азии и Америке. Поражая молодые побеги, гриб вызывает их

«колосовидность» — укорочение междоузлий, ненормальное обилие мелких, скрученных, морщинистых листьев. Уродуются главные и вторичные побеги, появляются так называемые белые побеги, частично лишенные хлорофилла. Гриб поселяется также на листе, казалось бы, здоровых побегов и вызывает их засыхание и отмирание с образованием желтовато-зеленоватых пятен неправильной, угловатой формы. Позднее гриб переходит на цветки, а затем и на шишки хмеля, которые остаются недоразвитыми и бледно-зелеными, а затем буреют, засыхают и преждевременно опадают. На пораженных органах гриб образует довольно плотный войлочный серовато-фиолетовый до бурого налет, а внутри тканей — ооспоры (табл. 6). Очень вредоносны виды *P. subensis* для огурцов, дынь, тыкв, *P. cannabina* — для конопли.

Пероноспора табака (*Peronospora tabacina*) обнаружена впервые в 1850 г. в Австралии. Затем этот гриб распространился на всех континентах земного шара. На территорию Европы он проник в 1959 г., когда одна английская фирма по производству средств защиты растений завезла вид *P. tabacina* из США для своих опытов, не предприняв специальных мер безопасности. С ошеломляющей быстротой гриб в том же году расселился в странах Европы, в первую очередь в Голландии, Германии, а затем и в других европейских странах.

В течение вегетационного периода гриб образует многие генерации спор, хорошо переносит зимовку в климатических условиях табаководческой зоны и, ежегодно возобновляясь, наносит существенный ущерб растениям табака в теплицах и на плантациях. Он настолько вредоносен, что поставил под угрозу табаководство во многих странах мира.

Рассада заражается весной от перезимовавших в растительных остатках ооспор (источником инфекции могут быть и семена с пораженных растений). Сильно пораженные растения обычно гибнут, а другие, перенесенные в полевые условия, становятся центрами очагов распространения болезни.

Обычно на пораженных растениях табака появляются сначала одиночные, затем многочисленные желтоватые, округлые или угловатые, ограниченные жилками буряющие пятна на нижних, а потом на верхних листьях, края которых становятся волнистыми и заворачиваются книзу. Бурные пятна возникают и на жилках, черешках, стебле, корне. При влажной и дождливой погоде на нижней стороне пораженных листьев возникает спороношение гриба; оно голубоватого цвета (отсюда название болезни «голубая плесень»), но постепенно становится сероватым.

Заболевание скоротечно, особенно при поражении проростков, которые сначала увядают, а затем засыхают и отмирают. Более старые растения иногда оправляются. Поселяясь на листьях растения, гриб делает их негодными для

промышленного использования. Гриб проникает в цветки и поражает образующиеся семена.

На пасленовых паразитирует также и *P. hyoscyami*. Этот гриб всюду встречается на белене. Обнаруживается он на растениях, начиная с фазы всходов, вызывает хлороз и сморщивание листьев, общее угнетение растений. Гриб в сильной степени поражает белену, снижая лекарственную ее ценность, в частности уменьшает количество алкалоидов.

К вредоносным видам принадлежит и *P. arborescens*, паразитирующий на растениях семейства маковых. Он распространен во всех макосеющих районах, особенно в Восточной и Юго-Восточной Европе. Гриб поражает виды маков, относящиеся к лекарственным, декоративным и техническим растениям, вызывая сморщивание и хлороз листьев, прекращение роста плодоносцев, отмирание бутонов, уродливость цветков и короточек. При заражении листьев гриб прободает кутикулу и эпидермис, проникает в стебель, спускается в корень, поднимается вверх и заходит в цветки, а затем в семена, где и сохраняется из года в год. *P. arborescens* сильно воздействует на урожай лекарственного мака, обуславливая недоразвитие коробочек, зачастую гибель растений, а также снижая количество алкалоидов у пораженных экземпляров.

P. schachtii поражает свеклу, в том числе свеклу сахарную, столовую и другие виды. В странах Европы, Северной и Южной Америки, Азии он появляется ранней весной на растениях семенников безвысадочной свеклы, где образует первые в природе очаги (обычно в марте — апреле). Возникающие на этих растениях споры разносятся ветром и воздушными течениями и попадают на поля, занятые маточной свеклой и попадают на поля, вызывая на них массовое поражение листьев. В посевах наличие гриба обнаруживается уже на самых ранних стадиях развития растений. Пораженные грибом всходы легко отличить от здоровых по значительно более бледной окраске, резко выраженной курчавости листьев. Развитие растений затем приостанавливается, в жаркое время они заметно привядают. По мере роста возникают мелкие, недоразвитые, толстые и курчавые листья с завернутыми книзу краями и с более бледной окраской пятен различной величины. Растения часто погибают.

Интенсивное развитие гриба наблюдается в период начала плодоншения растений — стрелкования (в мае — июне). В летний засушливый период активность гриба может затухать, но осенью, с изменением погодных условий, с повышением влажности, понижением температуры, развитие гриба возобновляется и на вновь образовавшихся листьях растений появляется свежее спороношение. Летнее спороношение развивается обычно на нижней стороне листовых пластинок в виде серовато-бурого с фиолетовым оттенком войлочного

палета. Во влажных условиях при 25 °C зрелое спороношение образуется через 12—15 ч, но при 4 °C для того же процесса требуется более полутора суток. В сухом воздухе при 1—4 °C конидии сохраняют жизнеспособность до двух месяцев. Попадая в почву, конидии теряют способность к прорастанию через 3—6 суток под воздействием почвенных биотических и абиотических факторов, среди которых не последнюю роль играют населяющие эту среду виды микроскопических сапрофитных грибов, бактерий, животных. В течение вегетационного периода гриб образует во всех органах растений — листьях, стеблях, цветках, семенах — ооспоры. Однако прорастания последних не наблюдалось. Мицелий гриба зимует в растениях безвысадочной свеклы, в корнях маточной свеклы, в семенах.

P. schachtii вызывает преждевременное усыхание и отмирание в поле большого количества растений, приводит к значительному снижению урожая корнеплодов и их сахаристости, уменьшению урожая семян, уменьшению абсолютной массы, энергии прорастания, всхожести семян и к полному бесплодию цветоносов.

Пероноспора шпината (*P. spinaseae*) паразитирует на растениях семейства маревых (в частности, на шпинате), вызывая сильное поражение, а зачастую и гибель растений.

P. manshurica вызывает сильное поражение растений сои во всех зонах ее выращивания. Гриб впервые был замечен в Индии, а затем и в других странах Азии (Японии и Китае), впоследствии в США и Канаде, в странах Европы (Англии, Венгрии, Польше, Румынии, Швеции, Югославии); в СССР встречается на Дальнем Востоке, Северном Кавказе, Украине, в Московской области.

Появляется гриб весной на семядольных листьях растений сои, с которых переходит на настоящие листья, бобы, семена, вызывая поражение всего растения. Заражение других растений в поле происходит в течение всего вегетационного периода, чему способствуют повышенная влажность воздуха и умеренная температура. Жаркая и сухая погода неблагоприятна для паразита. Мицелий и ооспоры сохраняются в семенах. Ооспоры сохраняются в жизнеспособном состоянии в репродуктивных органах растений более полутора лет, а в остатках вегетативных частей в природе — до одного года.

P. brassicae поражает капусту, хотя и не причиняет этой культуре такого хозяйственного вреда, как другие виды пероноспоры: заболевают только нижние старые листья на взрослых растениях. Но при нападении на капусту в рассадный период гриб может принести культуре существенный ущерб и непосредственным воздействием на растение. Он облегчает проникновение в него факультативных паразитов, что ведет к уменьшению лежкости кочанов.

P. destructor вызывает заболевание репчатого лука (*Allium*), лука-батун и других видов. Гриб очень вредоносный, широко распространенный (карта 1). Пораженные листья и цветоносы плохо развиваются, искривляются (табл. 6). Гриб появляется в период выпадения осадков и часто развивается вместе с грибом *Stemphylium allii*, вызывающим черную плесень лука.

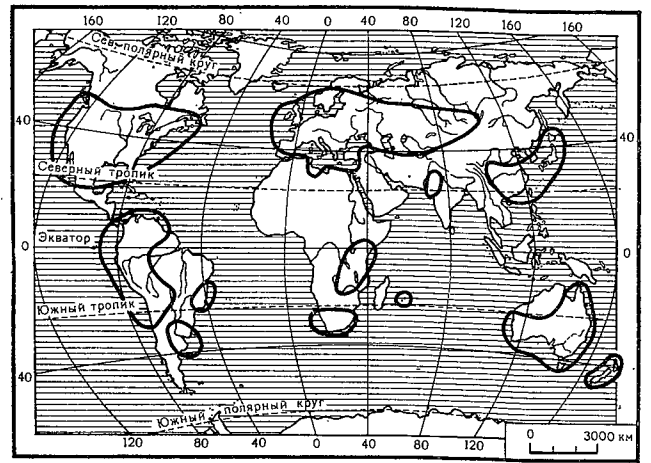
СЕМЕЙСТВО ПИТИЕВЫЕ (PYTHIACEAE)

Питиевые грибы занимают промежуточное положение между водными сапротрофами из семейства сапролегниевых и высокоспециализированными паразитами высших наземных растений из семейства пероноспоровых. Это семейство очень важно для понимания хода эволюции у грибов. На его примере можно наблюдать, каким образом грибы расстались с водной средой и перешли к наземному образу жизни. Поэтому рассмотрение функциональной морфологии этих грибов, их физиологии и экологии представляет большой интерес.

Будучи переходным, это семейство, включающее всего несколько родов, необычайно широко распространено. Питиевые грибы встречаются в морской и пресной воде, в различных почвах и на растениях. Они найдены почти во всех точках земного шара — от Исландии до Южной Австралии, включая тропические зоны Африки, Азии и Америки.

Питиевые — одна из самых представительных групп почвенных грибов. Однако исследовать их истинную распространенность в почве не просто. Они медленно растут на обычных питательных средах и легко вытесняются быстро растущими несовершенными грибами, выделяющими к тому же в окружающую среду антибиотические вещества. Поэтому, если развести почвенный образец в стерильной воде и высеять на обычные для выращивания грибов питательные среды, питиевые грибы обнаружить не удастся.

Для выделения питиевых обычно применяют различные модификации двух методов. Первый метод заключается в добавлении в питательную среду антибиотиков, слабо действующих на питиевые, но подавляющих рост других почвенных грибов (например, полимиксина, пимарицина). Второй метод заключается в использовании ловушек, в которые избирательно переходят питиевые грибы. Такими ловушками могут служить простерилизованные с поверхности плоды различных растений (яблони, груши, огурца), наполовину погруженные во влажные почвенные образцы. Если на искусственных питательных средах питиевые растут медленнее большинства почвенных сапрофитов и вытесняются ими, то на живых растениях или их частях скорость распространения питиевых в связи с их паразитическими свойствами довольно высока. Помещая загнившие выше по-



Карта 1. Ареал возбудителя лотной мучнистой росы лука.

верхности почвы части плодов на питательные среды, можно выделить из них питиевые грибы многих видов. Таким образом удалось получить объективную оценку истинного распространения питиевых грибов в почвах, причем по числу isolates они оказались на одном из первых мест среди почвенных грибов.

Образ жизни питиевых грибов так же разнообразен, как и места их обитания.

Обитающие в водной среде грибы питаются главным образом водорослями. Среди них встречаются как сапротрофные, так и паразитические формы. Питиевые грибы паразитируют на многих видах зеленых водорослей (из класса жгутиковых, сеплянок и харовых), красных (*Porphyra*, *Ceramium*), сине-зеленых (*Tolypothrix*). Эти паразиты малоспециализированы. Они могут развиваться в клетках водорослей из различных классов и даже отделов, а при искусственном заражении поражают и высшие растения. Например, *Pythium adherens* паразитирует на водорослях *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Spirogyra crassa*, *Ulothrix zonata*, *Tolypothrix* sp. и может заражать кукурузу, горох, помидоры, огурцы. Некоторые водные питиевые грибы встречаются на живых и мертвых беспозвоночных животных (например, на дафнии).

При паразитировании на водорослях мицелий большинства питиевых грибов развивается непосредственно в клетках хозяев, он пронизывает эти клетки и вызывает их гибель (рис. 28). Некоторые виды, однако, воздействуют на свою жертву иначе. Они образуют выросты мицелия — гаустории, которые проникают в клетку хозяина и служат питательным органом. Пораженные клетки дольше остаются живыми, а это выгодно паразиту.

Почвообитающие питиевые грибы, так же как и водные, ведут сапротрофный или паразитический образ жизни. Большинство из них поражают под-

земные органы высших растений. Более примитивные виды могут неопределенно долгое время находиться в почве в сапротрофном состоянии, питаясь растительными остатками, но при наличии в почве корневой системы растений способны ее поражать. При этом питиевые поражают чаще всего молодые растения, корни которых не покрыты еще хорошо развитыми защитными покровами, а также растения, ослабленные неблагоприятными условиями роста. Пораженные корешки отмирают, а надземные части растения отстают в росте и часто также погибают.

Поражение корней питиевыми грибами носит название корнеед или корневой гнили. Корневой гнилью поражаются всходы сахарной свеклы, хлопчатника, люцерны и деревьев (рис. 28). Особенно сильно корнеед развивается в годы с холодной и влажной весной, когда корневая система развивается медленно, а отдельные участки корней вследствие недостатка воздуха в переувлажненной почве отмирают. Мертвые клетки не способны к активной физиологической защите и поэтому легко заселяются грибами, служа воротами инфекции. Поселившись на отмерших участках корней, паразит питается там и выделяет токсические вещества, которые убивают прилегающие к мертвым живые участки. Таким образом осуществляется продвижение паразита по ткани хозяина. Подобные виды питиевых грибов, так же как и паразиты водорослей, широко специализированы и могут заражать десятки и сотни видов высших растений из разных родов и семейств.

У других видов питиевых паразитические свойства еще более развиты. В отсутствие растений-хозяев они могут находиться в почве лишь в покоящемся состоянии, ибо вегетативный мицелий не выдерживает конкуренции с сапротрофными почвенными грибами и быстро погибает. Некоторые из них поражают не только корневую систему, но и надземные части растений. Это высокоспециализированные паразиты высших растений. Для заражения такие грибы уже не нужны в участках отмерших тканей, а питаются лишь живыми клетками хозяина. Поэтому их мицелий развивается внутри тканей по межклетникам, а в клетках находятся лишь выросты мицелия—гаустории, служащие для питания. Зараженные клетки долго остаются жизнеспособными.

Циклы развития и морфологические особенности питиевых грибов отражают образ их жизни. Вегетативный мицелий содержит много ядер и способен к неограниченному росту в питательном

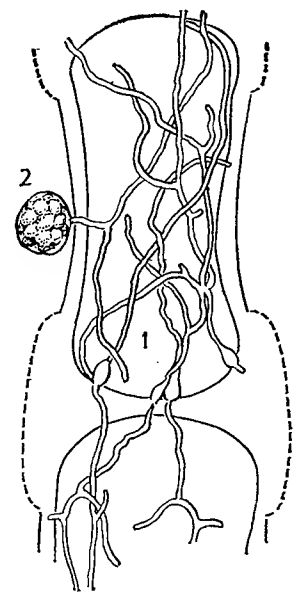


Рис. 28. Поражение красной водоросли перамиум питиумом (*Pythium maritimum*): 1 — мицелий внутри клеток водоросли; 2 — освобождение зооспор.

субстрате, будь то почва или ткани растения-хозяина. На мицелии образуются органы бесполого и полового размножения. Первые представлены зооспорангиями, в которых развиваются зооспоры. Зооспорангии водных и многих обитающих в почве питиевых представляют собой концы недифференцированных гиф, отделенные от остального мицелия перегородкой. У одних грибов (*Pythium dissotocum*, *P. monospermum*) зооспорангии, как и у сапролегниевых, нитевидные; у других (*P. debaryanum* и фитофтора) зооспорангии округлые или лимоновидные. Паразитические питиевые грибы, мицелий которых развивается внутри тканей хозяина, для распространения зооспор должны иметь особые выросты мицелия — зооспорангии на поверхность субстрата.

Способ прорастания зооспорангиев зависит прежде всего от образа жизни. У всех водных и большинства почвенных грибов оболочка на вершине или сбоку зооспорангия разрывается и его содержимое выходит наружу в виде пузыря, в котором протоплазма разделяется на отдельные участки, превращающиеся в зооспоры. Оболочка зооспорангия при этом остается на мицелии. Такой способ прорастания связан с тем, что выходящие из зооспорангия зооспоры сразу попадают в благоприятные для них условия — в водную среду, в которой они могут активно двигаться и прорастать. У видов, поражающих надземные части растений, зооспорангии формируются на поверхности растений, т. е. в условиях быстрой смены увлажнения и высыхания. Зооспоры, представляющие собой комочки протоплазмы без оболочки, не способны даже короткое время находиться вне капель воды. Поэтому при описанном выше способе прорастания был бы большой риск гибели вышедших из зооспорангиев зооспор в связи с подсыханием листьев.

Прорастание зооспорангиев у подобных видов разделено на два этапа. Сначала зооспорангии в целом виде отделяются от спорангиеносцев. Они имеют плотные оболочки и способны сохранять жизнеспособность и вне капель воды. Зооспорангии разносятся ветром и дождевыми брызгами. Поэтому они способствуют распространению гриба в пространстве (у водных и почвообитающих видов эту функцию несут активно плавающие зооспоры). Выход зооспор из зооспорангиев возможен только в каплях воды и при пониженной температуре, т. е. в ус-

ловиях, гарантирующих медленное высыхание капель. Вышедшие из зооспорангиев зооспоры движутся непродолжительное время (от нескольких минут до нескольких часов) и прорастают. Если зооспорангии проросли в каплях на поверхности восприимчивых растений, ростки зооспор внедряются в растительные ткани, в иных случаях проросшие зооспоры погибают.

При повышенной температуре (больше 20 °C) капли могут быстро высохнуть, поэтому у некоторых видов питиевых грибов в процессе эволюции возникла способность к прорастанию отделившихся от зооспорангиеносцев зооспорангиев в таких условиях непосредственно ростковой трубкой, которая внедряется в растительные ткани. Таким образом, в семействе питиевых в зависимости от условий обитания можно наблюдать все варианты бесполого размножения, от типичных зооспорангиев, характерных для водорослей и водных грибов, до конидий, характерных для наземных высших грибов.

После выхода из зооспорангия зооспоры претерпевают три этапа — движение, инцистирование и прорастание.

Движение обеспечивают два жгутика. Обычно зооспоры пассивно движутся с током воды. Однако у многих видов, паразитирующих на корнях высших растений (*Pythium aphanidermatum*, *Phytophthora fragariae*, *Ph. parasitica* и др.), обнаружено активное движение в направлении корней. Особенно сильно зооспоры привлекаются пораненными участками корней (рис. 30). Известно, что именно такие участки служат воротами инфекции, поэтому движение в их направлении позволяет зооспорам эффективнее осуществлять заражение своих хозяев.

Удалось установить причины привлекающего действия корней. Например, зооспоры *Ph. palmivora* активно двигаются в направлении корней кокосовой пальмы. В экстрактах кожуры найден ряд аминокислот, которые, как и корни, привлекают паразита. Поскольку при поранении выделение химических веществ в окружающую среду усиливается, становится понятной причина привлечения зооспор к пораненным участкам.

Помимо химических, зооспоры питиевых грибов могут привлечь и физические факторы. Когда зооспоры *Ph. parasitica* помещали в камеры с электродами, наблюдали скопление зооспор у катода. Если электроды заменяли корешками, зооспоры скапливались у корешков. Поскольку корни выделяют слабые токи, возможно, движение по направлению к корням обусловлено элект-

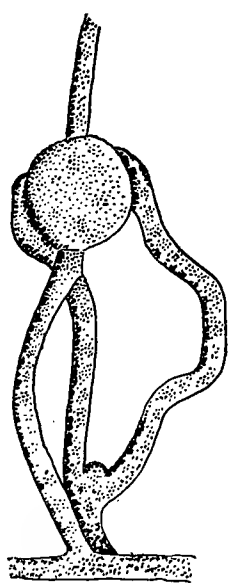


Рис. 29. Оогоний и антеридии питиума (*Pythium fabae*).

ротаксисом, который обнаружен у нескольких видов питиевых грибов.

Значение таксисов для этих грибов, однако, не очень велико. Без помощи токов воды зооспоры могут пройти лишь очень ограниченное расстояние. Например, скорость хемотаксического движения зооспор *Pythium aphanidermatum* составляет около 2,5 мм/мин. В увлажненной почве, помещенной в чашки Петри, зооспоры *Phytophthora cinnamomi* достигали кончиков корней, удаленных от них не больше чем на 7 см.

После периода движения зооспоры теряют жгутики, округляются и одеваются тонкой оболочкой — инцистируются. Вслед за инцистированием начинается прорастание зооспор ростковой трубкой.

Органы полового размножения образованы выростами мицелия. Женские органы (оогонии) — шарообразные выросты, а мужские (антеридии) — нитевидные (рис. 29). Кончик антеридия прикладывается к оогонии, их оболочки в месте соприкосновения растворяются, и содержимое антеридия переливается в оогоний. После слияния двух ядер образуется диплоидная ооспора. Она имеет толстую оболочку, много питательных веществ и способна долго сохраняться в неблагоприятных условиях. У некоторых видов питиума установлено, что ооспоры сохраняют жизнеспособность в воздушно-сухой почве больше 12 лет. Прорастают ооспоры зооспорангием или ростковой трубкой.

Многие питиевые грибы гомоталличны, т. е. на одном и том же мицелии образуются как антеридии, так и оогонии. Однако встречаются и гетероталлические виды, у которых для образования половых органов необходим контакт мицелиев разных штаммов. У гетероталлических видов выделяют два изолята — А1 и А2. Ооспоры образуются лишь при совместном росте изолятов А1 и А2. В месте контакта мицелиев кончик гифы одного изолята закручивается и утолщается, давая начало образованию антеридия. Контактующая с антеридием гифа другого изолята начинает прорастать через него, после чего над антеридием образуется сферическое тело—оогоний. Антеридий у таких видов имеет форму воротничка, окружающего шейку оогония.

Изоляты разных типов спаривания А1 и А2 нельзя назвать мужским и женским. Один и тот же штамм А1 при встрече с одними штаммами А2 образует антеридии, т. е. обладает мужским полом, а при встрече с другими может образовывать оогонии, становясь изолятом женского пола. Следовательно, гетероталлические питиевые грибы потенциально обоепопы, их раздельнополость от-

носителю. Контакт гиф разных типов спаривания лишь стимулирует мицелии к образованию половых органов. Если между мицелиями грибов, относящихся к разным типам спаривания, поместить целлофан, предотвращающий непосред-

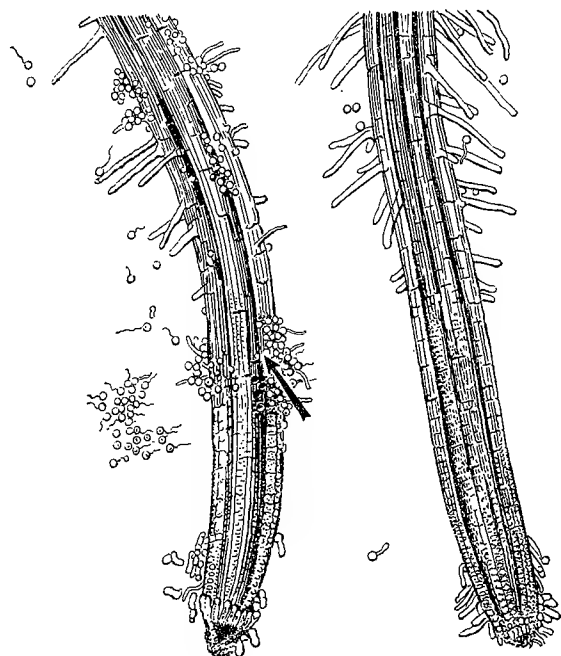


Рис. 30. Привлекающее действие пораненных участков корней для зооспор питиума (*Pythium aphanidermatum*). Стрелкой указано пораненное место. Справа — непораненный кончик корня.

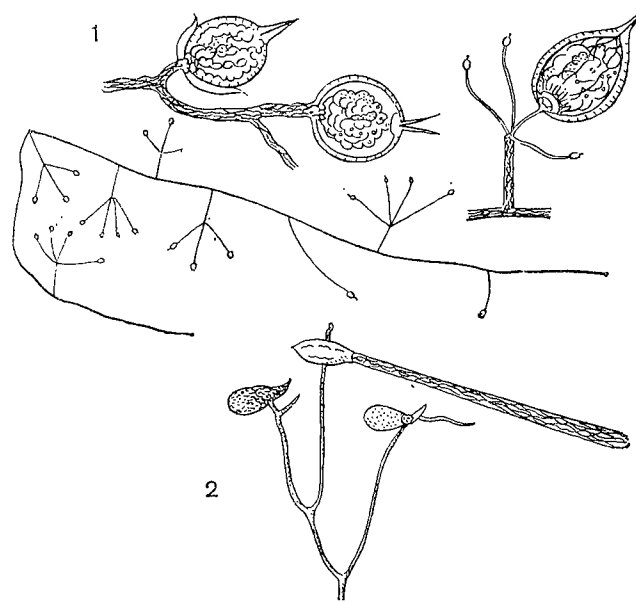


Рис. 31. Питиевые (Pythiaceae): 1 — мицелий зоофагуса (*Zoopagus tentaculum*) с ветвями, пронизывающими коловраток; 2 — споронгоне питиогетона (*Pythiogeton transversum*).

ственный контакт между гифами, но позволяющий обмениваться продуктами обмена веществ, гетероталлические изоляты могут превратиться в гомоталлические, т. е. на одном и том же мицелии возникнут антеридии и оогонии, а в дальнейшем и зрелые ооспоры. Следовательно, толчок к образованию половых органов у гетероталлических видов дают химические вещества, проходящие через целлофан.

В семействе питиевых различают несколько родов.

Представители рода *зоофагус* (*Zoopagus*) имеют нитевидные зооспорангии, отделенные от несущей их гифы перегородкой. Они паразитируют на коловратках и имеют на мицелии специальные короткие разветвления, приспособленные для захватывания коловраток (рис. 31). В свободном виде они встречаются в воде между нитями водорослей. У грибов из рода *питиогетон* (*Pythiogeton*) зооспоры формируются в виде недифференцированной массы в длинном пузыре, выходящем из зооспорангия, а ооспоры одеты очень толстой оболочкой. Развиваются они главным образом на погруженных в воду ветках и плодах (рис. 31).

Благодаря видовому богатству, широте распространения и практическому значению наибольший интерес представляют грибы из родов *питиум* (*Pythium*) и *фитофтора* (*Phytophthora*).

Род Питиум (*Pythium*)

Представители рода питиум имеют тонкий, паутинистый мицелий (толщина гиф 3—6 мкм), простирающийся по пищевому субстрату. Большинство водных питиумов обитает в пресной воде, однако *Pythium marinum*, *P. maritimum* (рис. 28) и *P. reptans* встречаются на живых и мертвых морских красных водорослях *Ceramium*, *Porphyra*, *Bangia*.

Pythium marinum живет как паразит и сапрофит морских красных водорослей *Ceramium*, *Porphyra*. Мицелий этого гриба заражает клетки водорослей с помощью присосок — а п п р е с с о р и е в — и тянется через много клеток. Вытянутые спорангии пробивают клеточную стенку хозяина и протягиваются на короткие расстояния в воде. Зооспоры образуются в пузыре, выходящем из зооспорангия. Заражение разных видов водорослей ростковыми трубками зооспор происходит по-разному. При заражении водоросли *Ceramium* гриб образует присоски и тонкую «инфекционную» гифу, развивающую большое давление и, как шило, пробивающую клеточную стенку водоросли. С помощью таких инфекционных структур происходит прорыв оболочки и внедрение паразита в клетку. Оболочка водоросли *Porphyra*, вероятно, прободается легче, поэтому инфекционных структур в данном случае не образуется.

Большинство пресноводных грибов рода *питиум* паразитирует на зеленых нитчатых во-

дорослях. Наиболее распространены морфологически близкие виды *P. gracile* и *P. tenue*. У первого из них оогонии крупнее, чем у второго (16—20 мкм против 7—17 мкм), и одеты более толстой оболочкой.

Антеридии и оогонии у *P. gracile* всегда образуются на разных гифах, в то время как у *P. tenue* они могут быть и на одной гифе. Оба вида встречаются в клетках спирогиры, где они образуют разветвленный мицелий с обильными половыми органами и ооспорами (рис. 32).

Кроме спирогиры, грибы из рода *Pythium* паразитируют на водорослях *Rhizochlonium*, *Cladophora*, *Vaucheria*, *Sphaeroplea*, *Chara*, *Nitella*, *Chlorococcum* и др.

Некоторые виды (например, *P. daphnidarum*) поражают мелких ракообразных.

Обитающие в почве питиумы поражают корни наземных растений, вызывая корневые гнили. Несколько видов (например, *P. marschancia*) выделено из мхов, остальные заражают семенные растения.

Из 133 видов питиума около 40 найдено в водной среде, остальные — в почве.

В почве встречается большинство из известных видов этого рода. Круг растений-хозяев, образ жизни и морфология почвообитающих видов очень схожи, поэтому точно определить видовую принадлежность выделенных грибов не всегда удается.

Pythium debaryanum вызывает корневую гниль всходов многих растений. Он описан в качестве паразита на сахарной свекле, огурцах, лесных породах и других растениях в СССР, Западной Европе и Америке. В нашей стране этот гриб особенно вредит сахарной свекле. Поражается преимущественно подземная часть всходов сахарной свеклы. Пораженные ткани буреют и загнивают, растения привядают, семядоли и первые листочки желтеют. Сильное поражение происходит перед «линькой» коры, когда первичная кора отмирает и теряет свои защитные функции. После

образования вторичной коры (в фазу двух пар настоящих листьев) всходы становятся устойчивыми к заражению. В пораженных тканях образуются органы бесполого и полового размножения гриба (рис. 33).

Pythium irregulare (табл. 5) по внешнему виду и паразитической специализации близок к *P. debaryanum*, отличаясь от него главным образом наличием выростов оболочки оогония (п р о т у б е р а н ц е в). Особенно вредит этот гриб всходам древесных пород. Например, он чаще других видов питиума выделяется из лесных питомников США и Австралии; из корней пораженных персиковых деревьев в Америке; в СССР выделен из корневой системы сахарной свеклы, которую, в отличие от *P. debaryanum*, может поражать в течение всего вегетационного периода, вызывая черный сосудистый некроз. У зараженных растений отмирают сосуды листьев и корней, поэтому растения отстают в росте от здоровых и часто загнивают.

P. ultimum имеет сильно разветвленный мицелий. Зооспор не образуется, и зооспорангии прорастают главным образом ростковой трубкой, гриб поражает всходы более 150 видов растений (на всех континентах), среди них — сахарную свеклу, огурцы и другие тыквенные, цитрусовые, лесные деревья. Распространению спор *P. ultimum* в почве способствуют нематоды — мелкие круглые черви, питающиеся на корнях растений. Есть сведения о том, что этот гриб может вступать в симбиотические отношения с корневой системой ряда растений, образуя микоризу.

P. aphanidermatum (табл. 5) поражает более 80 видов растений. Особенно сильный вред он наносит злаковым культурам (ржи, овсу), плодовым (яблоне, груше), огурцам, сое, томатам, сахарной свекле и другим растениям.

P. sylvaticum вызывает большой вред в лесных питомниках Европы и Америки, однако поражает также землянику, пшеницу, лен, горох и др. Этот вид гетероталлический, причем показано,

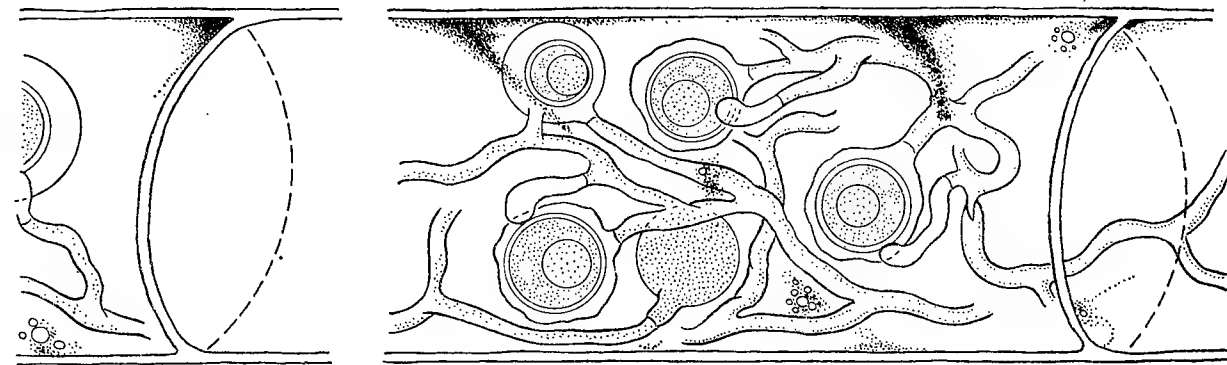


Рис. 32. Мицелий и половые органы питиума (*Pythium gracile*) в клетках зеленой водоросли спирогиры.

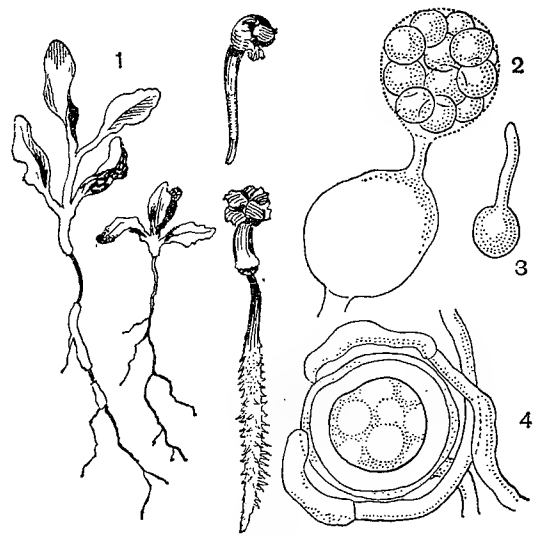


Рис. 33. Питиум (*Pythium debaryanum*):
1 — поражение проростков и всходов сахарной свеклы корневой гнилью; 2 — выход зооспор из зооспорангия в пузырь; 3 — проросшая зооспора; 4 — оогоний с двумя антеридиями.

что изоляты, на которых формируются оогонии, более патогенны, чем антеридиальные изоляты. Поскольку патогенность большинства питиевых грибов связана с наличием токсина, который выделяется в окружающую среду и убивает зараженные клетки, можно предположить, что оогониальные изоляты выделяют больше токсина, чем антеридиальные.

Род Фитофтора (*Phytophthora*)

В роде фитофтора насчитывают около 70 видов. По морфологическим, физиологическим и экологическим особенностям этот род занимает промежуточное положение между питиевыми и пероноспоровыми грибами.

Мицелий грибов фитофторы белый, паутинистый. Спорангии обычно лимоновидной формы, зооспоры формируются внутри зооспорангия и выходят через разрыв оболочки, образующейся на вершине зооспорангия. Большинство фитофтор, подобно почвообитающим питиевым, поражают подземные органы растений и образуют споронии лишь по влажной почве; зооспоры распространяются почвенными водами. Однако, за редким исключением, грибы фитофторы не могут длительное время существовать в почве, где сохраняются лишь их покоящиеся органы — ооспоры и хламидоспоры. В отличие от питиевых они из почвы, как правило, не выделяются, но их можно легко выделить из пораженных частей растений. Некоторые виды, подобно пероноспоровым грибам, поражают надземные части растений.

Поскольку все фитофторовые грибы ведут активный паразитический образ жизни, у них возникли различные приспособления для паразитирования на высших растениях. На примере рода фитофтора можно совершить увлекательную экскурсию в прошлое и рассмотреть, как проходила эволюция грибов от водных к наземным, от сапрофитов к паразитам. Этот род уникален в мире грибов в том отношении, что нигде больше морфологически близкие виды настолько сильно не отличаются по физиологии питания и образу жизни. В роде фитофтора длительный процесс эволюции паразитизма развернут как бы в одной плоскости.

Самые примитивные паразиты из этого рода могут длительное время существовать в почве, заселяя, подобно питиевым грибам, растительные остатки. Они заражают растения через раны, выделяют сильные токсины, разрушающие клетки и ткани хозяев. Поскольку они питаются уже частично разрушенными тканями и даже растительными остатками, им почти безразличен вид растения-хозяина; поэтому они поражают все, что попадает на пути.

Специализация их в отношении видов растений-хозяев очень широкая, как и у видов рода питиум. Однако, в отличие от последних, они характеризуются и широкой специализацией в отношении поражаемых органов и тканей. Грибы рода питиум в основном поражают лишь подземные органы, как бы боясь расстаться с привычной средой обитания — почвой. Фитофторовые приобрели способность поражать не только корни, но и листья, плоды, кору, камбий, т. е. практически любые органы и ткани. Мицелий их, развиваясь внутри тканей, прободает клетки хозяев и вызывает их гибель. Выделяемые этими грибами токсины разрушают окружающие клетки, поэтому зараженная ткань обычно гнивает, а споронии гриба образуются на отмерших тканях, попадающих в почву, как и у представителей питиума.

Следовательно, гриб из почвы заражает растение-хозяина, быстро убивает его и возвращается в почву, совершая как бы отдельные набеги на соседние территории, но не задерживаясь там после их разграбления. Такие набеги вызваны стремлением уйти от конкуренции с многочисленными почвенными микроорганизмами. Ведь почва буквально насыщена сапротрофными микроорганизмами (в 1 г почвы обитают миллионы бактерий и актиномицетов, десятки и сотни тысяч зародышей грибов). Всем им нужны богатые органическим веществом растительные остатки; многие микроорганизмы выделяют антибиотики, губительно действующие на соседей.

Осваивая ткани и органы растений, недоступные в связи с наличием защитных свойств большинству почвенных сапротрофов, гриб приобретает для себя несомненные преимущества. Но для

этого надо, чтобы его хозяин не погибал как можно дольше. На место кратковременных набегов с разграблением соседних территорий приходит длительная их колонизация. У некоторых видов появляется способность к специализированному заражению живых тканей. Вместо ран воротами инфекции становятся устьица. Мицелий развивается между клетками, а для питания появляются специализированные выросты мицелия — гаустории. Пораженные клетки в результате этого дольше остаются живыми. Но за эти преимущества паразит расплачивается дорогой ценой. Чтобы не убивать своего хозяина, гриб неизбежно должен был потерять самые агрессивные орудия нападения — токсины и гидролитические ферменты, разрушающие растительные ткани. Находясь в среде, богатой готовыми органическими веществами, паразит частично утрачивает способность самостоятельного синтезировать их из более простых продуктов; не испытывая конкуренции со стороны других микроорганизмов, он разучился бороться с ними. Поэтому возврат в почву стал для таких паразитов невозможен, что еще более усилило зависимость их от растений-хозяев. Поскольку обмен веществ у неродственных растений различен, а паразит утратил свое ферментативное богатство, произошло сужение паразитической специализации до отдельных семейств и даже родов высших растений. Все эти переходы можно наблюдать у отдельных представителей фитофторы.

Таким образом, род фитофтора можно считать мостом, соединяющим примитивных паразитов из рода питиум с высокоспециализированными паразитами семейства пероноспоровых. В этом роде осуществлены почти все эволюционные завоевания морфологического и физиологического характера, сделавшие фитофтору одним из самых процветающих паразитов высших растений.

Фитофтора широко распространена по земному шару и встречается почти во всех климатических зонах. Наиболее богаты ее видами тропические и субтропические области, которые надо считать центрами возникновения рода. Для умеренного пояса наибольшее распространение и практическое значение имеют виды *Phytophthora infestans* и *Ph. castorum*, для субтропиков — *Ph. nicotianae*, для тропиков — *Ph. palmivora* и *Ph. cinnamomi*.

Пожалуй, нет среди грибов другого, столь трагически известного гриба, как *Ph. infestans*. Это единственный гриб, о котором есть сведения, в каком году он появился в каждой стране, в каком месяце и даже какого числа появилась болезнь, им вызываемая. Этот гриб оказал трагическое влияние на судьбу целой нации. Написанных о нем книг и статей достаточно, чтобы занять целую библиотеку. И сейчас, несмотря на то что его, казалось бы, обуздали, он время от вре-

мени дает о себе знать и вызывает опустошительные вспышки болезни, которую разные народы называли «картофельной гнилью», «картофельной чумой» и «холерой».

Картофель, как известно, был завезен в Европу из Америки. Вскоре в странах Северо-Западной Европы он стал основным продуктом питания бедных слоев населения. О том, как важен был картофель для бельгийских шахтеров, свидетельствует, например, известная картина Ван-Гога «Едоки картофеля». В Европе картофель ежегодно давал высокие стабильные урожаи. Одной из причин этого было отсутствие болезней, которые он оставил на своей родине — в Центральной и Южной Америке. Картофельная болезнь появилась почти одновременно в США и в Европе (1842—1843). Возможно ее привезли из Перу в связи с массовым вывозом чилийской селитры, начавшимся в 1840 г., а в 1844 г. болезнь уже была зарегистрирована в Бельгии, Франции (Лилль), Англии (Кент и Суссекс) и Шотландии. Но сухое лето не способствовало ее распространению. 1845—1846 гг. стали драматической вехой в судьбе народов Северо-Западной Европы.

В середине июля 1845 г. был поражен картофель на всей территории Фландрии и прилегающих областях Франции и Голландии. Августовские бельгийские газеты уже были заполнены статьями о новой болезни картофеля. Затем болезнь перешла в Люксембург и по долинам Роны и Рейна — в Швейцарию. В середине августа наблюдалось массовое поражение картофеля в окрестностях Парижа. Положение складывалось настолько серьезным, что члены Французской Академии наук были отозваны из отпусков.

В середине августа болезнь распространилась в районы нижнего Рейна и Южной Англии. Первое сообщение о картофельной гнили в Ирландии было опубликовано в дублинской вечерней газете 6 сентября. Вначале там не придавали большого значения болезни, но при уборке урожая в октябре выяснилось, что большинство картофельных клубней гнилые. Это вызвало панику.

В том же году болезнь распространилась на восток — в Пруссию, Польшу и Скандинавию, однако потери здесь вследствие сухой осени были невелики.

В следующем году болезнь появилась сначала в Ирландии и распространялась там со скоростью 50 миль в неделю на восток и северо-восток. Уже в начале августа большинство посевов погибло.

На территории России первые сообщения о картофельной гнили появились в Прибалтике, где в 1846—1847 гг. болезнь вызвала гибель большинства посевов картофеля. Затем она распространилась в Белоруссию и Северо-Западную Россию.

Картофельная болезнь принесла в Европу голод и нищету. Особенно сильно она отразилась на судьбе Ирландии. В 1845 г. население Ирландии составляло около 8 млн. человек. Из них для 6 млн. картофель занимал по крайней мере половину пищевого рациона, а остальные питались почти исключительно картофелем. Лишившись его, люди лишились единственного источника существования. Очевидцы описывают селения, жители которых походили на обтянутые кожей скелеты; у них не было даже сил подниматься с постелей. Некоторые селения полностью вымерли. Вид гниющих растений вызывал у населения ужас. Бедствие усугублялось тем, что люди боялись употреблять в пищу пораженные клубни. За голодом последовали его неминуемые спутники — инфекционные болезни. Началась массовая эмиграция оставшихся в живых ирландцев в Англию и США. К 1851 г. население Ирландии уменьшилось на 2 млн. человек. «Что значит золотуха, — писал Ф. Энгельс, — в сравнении с тем голодом, который постиг в результате болезни картофеля Ирландию и который свел в могилу миллион питающихся исключительно или почти исключительно картофелем ирландцев, а два миллиона заставил эмигрировать за океан!» (Маркс К., Энгельс Ф. Соч. — Т. 7. — С. 12). К. Маркс в статье «От февраля до июня 1848 года» оценил вспышку картофельной болезни как «событие мирового значения» (Маркс К., Энгельс Ф. Соч. — Т. 20. — С. 497).

Загадку таинственной картофельной болезни разрешил А. де Бари, установивший инфекционную природу заболевания, описавший воз-

будителя и цикл его развития. Название, которое дал де Бари возбудителю, в переводе на русский язык означает «пожиратель растений инфекционный».

Возбудитель картофельной болезни — гриб *Phytophthora infestans* (рис. 34, табл. 7) — развивается внутри листьев картофеля межклеточную грибницу с гаусториями. Питаясь тканями листа, он вызывает образование темных пятен, которые во влажную погоду чернеют и загнивают. При сильном поражении отмирает весь лист (табл. 7). Сначала погибают нижние листья, а затем болезнь захватывает и все растение. После периода питания на грибнице образуются выросты — спорангиеносцы, которые высвываются наружу через устьица (табл. 7). Во влажную погоду они образуют налет белого цвета вокруг пятен с нижней стороны листьев (табл. 7). На концах спорангиеносцев формируются лимонovidные зооспорангии, которые отрываются и разносятся ветром или брызгами дождя. Попадая в капли воды на поверхности листа картофеля, спорангии прорастают шестью — восемью зооспорами, которые после периода движения округляются, покрываются оболочкой и прорастают ростковой трубкой (рис. 34). Росток через устьице проникает в ткань листа (рис. 34). При благоприятных условиях (прохладная дождливая погода или сильные росы) время от заражения до образования нового спороношения составляет всего 3—4 суток. Так как вокруг одного пятна образуются тысячи зооспорангиев, можно понять, насколько быстро распространяется болезнь в посевах картофеля.

Попадая на землю, спорангии профильтровываются через верхние слои почвы и вызывают заражение формирующихся клубней. Массовое заражение клубней происходит во время уборки, при соприкосновении пораженной ботвы с пораненными участками клубней. На клубнях болезнь проявляется в виде свинцово-серых пятен. Ткань клубня под пятном буреет, но не размягчается (табл. 7). Иногда побурение захватывает значительную часть клубня. Такие клубни во время хранения гнивают. Пораженные клубни подвержены сильному заражению различными бактериями и грибами, что усиливает вредоносность фитофтороза.

Инфекция сохраняется в слабо пораженных клубнях, при посадке которых в поле на ростках образуется спороношение гриба. Однако долгое время гриб почти не размножается, и лишь в июле — августе наблюдается массовое развитие болезни. В почве спорангии и мицелий долго сохраняться не могут и быстро погибают, поэтому почвенная инфекция не играет большой роли.

Ph. infestans — гетероталлический гриб, т. е. для образования половых органов необходимо слияние изолятов A1 и A2.

Половой процесс вначале был обнаружен только на родине гриба в Мексике. В Северной Америке и в Старом Свете долгое время находили лишь один тип спаривания A1, поэтому считалось, что гриб там может развиваться лишь в бесполой стадии. Недавно, однако, в Европе (в том числе в СССР) нашли тип спаривания A2, причем A2 штаммы в некоторых местностях встречаются с высокой частотой. Поэтому не исключена зимовка ооспор в растительных остатках и в Старом Свете.

Кроме картофеля, гриб поражает томаты и некоторые сорные пасленовые. Поражение томатов может быть не менее сильным, чем картофеля. Гриб поражает листья и плоды, на которых возникают бурые пятна, делающие плоды непригодными в пищу (табл. 7). Сильный вред томатам болезнь приносит на Дальнем Востоке, где муссонные дожди способствуют ее развитию, а также на северо-западе СССР и в районах поливного овощеводства Украины и Закавказья.

Борьба с фитофторозом картофеля и томатов ведется в двух направлениях: химической защитой и выведением устойчивых сортов.

В годы первой вспышки картофельной болезни (в 1845—1846 гг.) газетный корреспондент из Уэльса сообщил, что картофельной гнили нет на полях, расположенных вблизи медеплавильных заводов, между тем как на полях, удаленных от медеплавлен, картофель превратился в вонючую гниющую массу. Однако прошло еще много лет, пока опрыскивание ботвы картофеля смесью медного купороса с известью (бордоской жидкостью) стало общепринятым. Помимо бордоской жидкости, сейчас в борьбе с фитофторозом картофеля употребляют много новых фунгицидов (веществ, убивающих грибы). Химическая обработка всегда уменьшает зараженность и гарантирует получение удовлетворительного урожая даже в благоприятные для развития болезни годы. Но это повышает трудоемкость выращивания картофеля, удорожает его и вызывает накопление в почве и клубнях остатков вредных химических веществ. Кроме того, по отношению к наиболее эффективным системным фунгицидам в популяциях гриба быстро накапливаются резистентные штаммы, что сводит на нет пользу от применения таких препаратов, как ридомил.

Другой путь защиты от болезни — селекция устойчивых сортов картофеля. Ее история начинается с экспедиций Н. И. Вавилова в Центральную и Южную Америку за дикими видами картофеля. Мексика оказалась уникальным источником устойчивых к фитофторозу видов. Здесь на совместной родине хозяина и паразита сформировались высокоиммунные виды, скрещивание которых с культурным картофелем привело к созданию устойчивых сортов.

Казалось, проблема картофельной гнили, столь долго волновавшая мир, решена. Но через нес-

колько лет начали поступать сообщения о том, что новые сорта тоже стали поражаться болезнью. Начались тщательные исследования причин потери устойчивости, приведшие к обнаружению высокой лабильности гриба, популяции которого не однородны, а состоят из различных по вирулентности рас.

Выращивание устойчивых сортов привело к тому, что расы, способные их заражать, быстро размножились и вызвали массовое их поражение. Снова селекционеры принялись за работу и вывели сорта, устойчивые к более вирулентным расам. Увы! Успех опять оказался лишь временным. Такое соревнование между человеком и грибом продолжается до сих пор. Борьба с грибом оказалась более сложной, чем предполагалось раньше.

Гриб *Phytophthora cactorum* (табл. 5) впервые был описан как паразит декоративных кактусов в Германии в 1875 г. Существует мнение, что он перешел на декоративные растения американского происхождения от сапрофитного образа жизни или раньше поражал сорные растения в Европе. В 1904 г. в Швейцарии было обнаружено поражение *Ph. cactorum* яблонь и груш, а в 1912 г. — земляники. В 1922 г. гриб был найден в Югославии, в 1933 г. — в Швеции, в 1934 г. — в Дании и в 1938 г. — в США. В СССР поражение земляники было впервые обнаружено в 1950 г., а яблони — в 1957 г.

В отличие от высокоспециализированного паразита, каким является *Ph. infestans*, этот гриб находится на самом низком уровне паразитической специализации. *Ph. cactorum* — раневой паразит, образующий сильные токсины. Его мицелий проходит внутри тканей хозяина как межклеточно, так и через клетки, не образуя гаусторий. Гриб очень широко специализирован, поражая 83 рода высших растений из 44 семейств, однако все же отмечена наибольшая приуроченность его к поражению розоцветных (поражается 13 видов), бобовых (11 видов) и сосен (10 видов). Злаки совершенно не поражаются грибом *Ph. cactorum*. Особой приуроченности к поражению каких-либо органов гриб не имеет, вызывая корневые гнили всходов (особенно у сосен), гнили корней (у бобовых), гнили основания стебля (у лилий), гнили коры и плодов (у розоцветных), гнили сердцевин и почек (у рододендронов, пионов).

Наибольшее практическое значение имеют поражения грибом плодовых и ягодных растений из семейства розоцветных в умеренной зоне. На землянике фитофтора вызывает кожистую гниль, при которой плоды становятся бурыми и горькими. Пораженная ткань ссыхается, поверхность становится кожистой и покрывается густым белым налетом. На яблонях гриб вызывает раковые трещины коры у основания ствола, гниль корней, листьев и плодов.

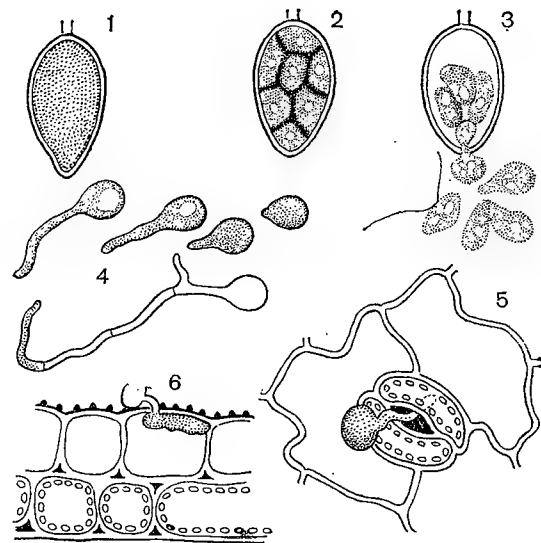


Рис. 34. Возбудитель картофельной болезни фитофтора (*Phytophthora infestans*):

1—3 — стадии прорастания зооспорангия; 4 — прорастание зооспор; 5 — внедрение через устьице; 6 — внедрение в ткань листа через кутикулу.

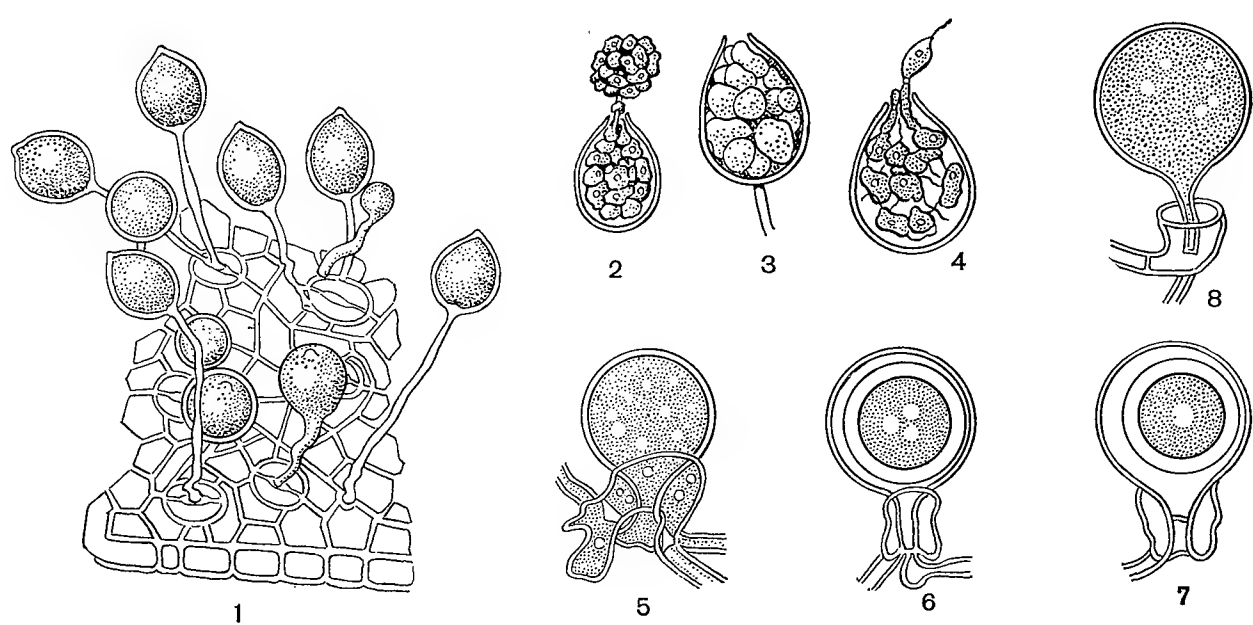


Рис. 35. Фитофтора (*Phytophthora nicotianae*): 1 — спорангиеносцы со спорангиями, выходящими через устьица; 2—4 — прорастание зооспорангиев; 5—8 — стадии образования ооспор.

Ph. nicotianae — также очень широко специализированный гриб, поражающий растения 72 родов из 42 семейств. Но, в отличие от *Ph. saccharum*, он образует межклеточный мицелий с гаусториями, т. е. стоит на более высоком уровне паразитической специализации.

Ph. nicotianae (рис. 35) — наиболее широко распространенный представитель рода фитофтора, но самый большой ущерб он вызывает в

субтропических странах. Несмотря на широкую специализацию, замечается некоторая приуроченность гриба к пасленовым растениям (отмечен на восьми видах пасленовых в 40 странах). Наибольшее экономическое значение имеют вызываемые этим паразитом гнили корней и стеблей у томатов, табака и перцев. Кроме того, гриб может вызывать также сильные поражения тыквенных растений, хлопчатника, citrusовых, папайи и др. В умеренной зоне он может причинять большой урон культуре томатов в оранжереях. Ооспоры и хламидоспоры этого гриба сохраняются в почве.

Ph. palmivora — один из самых распространенных паразитов тропических растений. Он поражает 51 род из 29 семейств высших растений, вызывая гнили корней и плодов папайи и хлебного дерева на островах Тихого океана, гниль какао в Бразилии, Мексике, Гватемале, Нигерии и на Ямайке, гниль гевеи на Шри-Ланке, в Малайе, Бразилии и Коста-Рике, гниль пальм в Африке и Юго-Восточной Азии, гниль цветков берберы в Индии, гниль перца в Южной Америке и Юго-Восточной Азии. Особенно страдают от этого гриба кокосовые пальмы. Он поражает их листовые влагалища, которые буреют, загнивают и покрываются во влажную погоду налетом спороношения гриба. Очень сильно поражается папайя на Гавайских островах. Паразит вызывает гниль корней папайи. В сезон дождей обильный налет зооспорангиев и хламидоспор покрывает нижнюю часть ствола и плоды, которые, падая на землю, вносят в почву инфекцию. Оттуда зоо-

споры могут попасть на молодые корни соседних растений и заразить их.

Другой способ распространения спор гриба — не через почву, а по воздуху. Было обнаружено, что плодовые мушки дрозофилы охотнее питаются загнившими плодами папайи, нежели здоровыми. На своем теле эти насекомые распространяют спорангии гриба.

Несмотря на широкую специализацию, *Ph. palmivora* стоит на более высокой степени паразитической специализации, чем *Ph. saccharum*. У *Ph. palmivora* мицелий развивается межклеточно с гаусториями. Гриб гораздо слабее связан с почвой и способен распространяться по воздуху, да и широта специализации, возможно, кажущаяся. Есть много данных о том, что *Ph. palmivora* — сложный вид, состоящий из морфологически одинаковых штаммов, которые, однако, специализированы к различным видам хозяев. Это такой момент в процессе эволюции паразитизма, когда распадение широкоспециализированного вида на отдельные узкоспециализированные формы не привело еще к появлению морфологических различий между ними, т. е. специализированные формы не обособились еще до ранга отдельных видов.

Разделение *Ph. palmivora* по физиологической специализации было впервые сделано американским микологом Эшби, который в 1922 г. выделил 2 группы — с гевеи и какао. Изоляты с какао лучше заражали какао, чем гевею, а изоляты с гевеи, наоборот, лучше заражали гевею. После того как у *Ph. palmivora* был установлен гетероталлизм, нашли, что штаммы с гевеи чаще относятся к группе A1, а штаммы с какао — к группе A2.

В дальнейшем оказалось, что специализацией обладают и изоляты с других видов растений. Например, изоляты, выделенные из перца, при искусственном заражении могли заражать лишь разные виды перца. Ни один из 43 испытанных видов растений, относящихся к 20 семействам, не заразился. Это свидетельствует о наличии узкоспециализированных групп внутри широкоспециализированного вида.

Ph. cinnamomi — один из самых активных грибных паразитов растений. Впервые был описан в качестве паразита корицы и авокадо на Суматре, однако в настоящее время с помощью человека распространился по всему земному шару. Гриб поражает 212 видов, относящихся к 117 родам из 48 семейств папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений. Большинство его хозяев — тропические и субтропические растения (авокадо, корица — рис. 36, орхидеи и др.), но, попав в более умеренные зоны, гриб вызвал разрушительные болезни местных растений, такие, как корневая гниль всходов сосны в США и Новой Зеландии, чернильная болезнь каштана (поражение камбия)

в Европе, гниль грецкого ореха в США и Европе, гниль рододендрона, азалии, вереска и других растений во многих частях света.

Особенно страшные эпифитотии гриб вызывал в Австралии, где он привел к гибели эвкалиптовые леса на площади свыше 100 тыс. га. В СССР *Ph. cinnamomi* обнаружен в Грузии, где он поражает пробковый дуб, грецкий орех, хинное дерево и другие древесные породы. В Австралии и в СССР наиболее сильно поражены леса, подверженные интенсивной рекреационной нагрузке, вытаптыванию. В природных фитоценозах микроорганизмы, развивающиеся в лесной подстилке, препятствуют накоплению инфекции. Растения некоторых видов иммунны к *Ph. cinnamomi*. Например, семена citrusовых за один год устраняют инфекцию из сильно зараженной почвы. Этот гриб имеет некоторые свойства, сближающие его с сапрофитными почвенными грибами, т. е. находится на невысокой ступени паразитической специализации. В отличие от большинства видов фитофторы он может некоторое время развиваться в почве, ведя там сапротрофный образ жизни. Во влажной почве при ее естественном заражении гриб без своих растений-хозяев может сохраняться больше шести лет, а в воздушно-сухой почве погибает через 3 месяца. В почве сохраняются мицелий и хламидоспоры. Ооспоры образуются лишь на пораженных корнях. Органы бесполого размножения — зооспорангии — возникают редко. Для их образования необходимо стимулирующее воздействие выделений некоторых почвенных микроорганизмов, поэтому в стерильных условиях на искусственных средах они почти никогда не образуются.

СЕМЕЙСТВО ЦИСТОПОВЫЕ, ИЛИ АЛЬБУГОВЫЕ (CYSTOPACEAE)

Семейство цистоповых грибов резко обособляется среди других рассмотренных семейств порядком пероноспоровых необычным строением органов спороношения и характером паразитирования на цветковых растениях. Поражая стебли, листья, все части цветков, цистоповые вызывают сильное изменение их формы — искривление, вздутия, уродливость. Внешний вид растения настолько видоизменяется, что трудно узнать даже общеизвестную пастушью сумку, пораженную грибом *Cystopus candidus* (табл. 6).

Воздействие гриба сказывается не только на нарушении общего облика растения и отдельных его частей, но и на целостности покровов. Под влиянием паразита поверхностные ткани пораженных органов покрываются волдырями, образуя так называемые пустулы. По аналогии со ржавчиной, которая также характеризуется образованием пустул, поражение цистоповыми грибами именуют белой ржавчиной, так как споровая

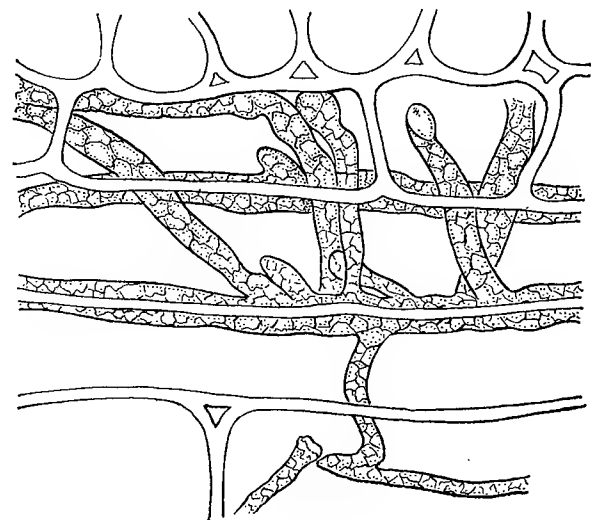


Рис. 36. Внутриклеточный мицелий фитофторы (*Phytophthora cinnamomi*) в тканях корицы.

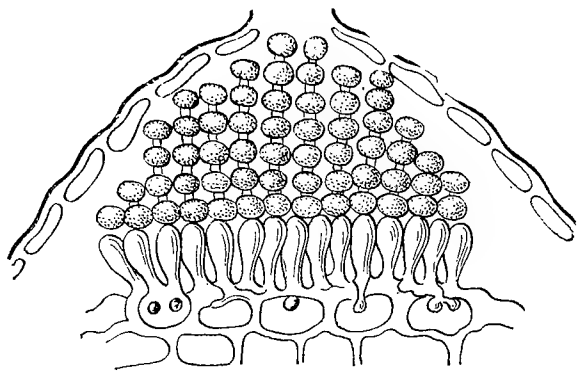


Рис. 37. Спороншение цистопуса в тканях пораженного растения.

масса, выпадающая из пустул, не ржавого, а белого цвета.

Семейство цистоповых содержит один род — *цистопус* (*Cystopus*), или *альбуго*, который широко распространен на земном шаре. Грибы этого рода способны легко приспосабливаться к разнообразным условиям среды благодаря своему образу жизни, своеобразному «уходу» от неблагоприятных внешних воздействий под защиту покровных тканей хозяев. Поэтому они хорошо переносят суровую зимнюю стужу и зной и сушь летнего периода, встречаются повсеместно и обнаруживаются как в северных, так и в южных странах.

Цистоповые принято рассматривать в качестве древней, прочно сложившейся группы грибов. Свидетельством того являются консерватизм и единообразие их морфологии. При этом у грибов, паразитирующих на цветковых растениях, далеко стоящих в эволюционном отношении семейств, с трудом удается уловить морфологическую неоднородность (лишь один-два нерезко выраженных признака). На примитивность цистоповых грибов указывает сохранившаяся у них обязательная стадия развития, включающая подвижные зооспоры, нуждающиеся в наличии капельно-жидкой влаги.

Непосредственные эволюционные связи рода *Cystopus* с другими низшими грибами не установлены. Возможно, что переходные формы в процессе исторического развития выпали из филогенетического ряда. Характерное для грибов этого рода спороншение состоит из слоя тесно сплоченных конидиеносцев, напоминающего гимениальный слой у высших грибов, и у других низших грибов не встречается. В то же время у водных грибов, например в семействах лептомитовых и бластокладиевых, обнаруживается «скупенность» спорангиеносцев — прогрессивный признак, ставший, возможно, исходным в возникновении способности организмов к множественному спороншению вместо одиночного.

Известно около 10 видов цистоповых грибов, которые приурочены к отдельным семействам высших растений. Виды эти сложные, распадающиеся на морфологические разновидности и биологические формы. Несмотря на древность их происхождения, у них и в наши дни наблюдаются процессы дифференциации видов.

Довольно толстый неклоточный мицелий цистоповых грибов пронизывает все органы и ткани тех травянистых растений, на которых паразитирует.

Мицелий внедряется в полости клеток пораженных растений с помощью гаусторий, которые у этих грибов представляют собой пузыревидные вздутые короткие ветви гиф, суженные в местах прохождения через клеточные оболочки. Вскоре, после того как мицелий обильно распространится внутри тканей, он переходит от вегетативного роста к размножению, бесполому и половому. Бесполое споры возникают не на поверхности органов растений, как у других пероноспоровых, а между эпидермисом и кутикулой, используя последнюю как барьер, защищающий гриб от внешних воздействий.

В процессе спороншения цистоповый гриб формирует плотные слои бесцветных толстых булавовидных клеток — спорангиеносцев, упирающихся своими вершинами в кутикулу и отрывающих ее от эпидермиса (рис. 37). На них развиваются длинные цепочки крупных, округлых, бесцветных клеток, надавливающих, в свою очередь, на кутикулу пораженного органа, вызывая трещины в ней и разрывы. В последующем целостность цепочек нарушается. Клетки отделяются друг от друга и, как тончайшая светлая пыль, выпадают через прорванную кутикулу наружу. Эти клетки попадают с помощью ветра или брызг воды на другие растения и, осуществляя свою функцию размножения, становятся зооспорангиями. Они прорастают, образуя 4—12 зооспор, которые выходят из зооспорангиев и заражают новые растения. Однако мицелий и споры бесполого размножения не способны долго существовать и переносить суровые зимы. Сохранение гриба в природе происходит в состоянии зимних спор — ооспор, возникающих в результате полового процесса, к которому гриб переходит вскоре после осуществления бесполого размножения. На том же мицелии, проходящем в межклеточных ходах, формируются женские половые органы (шаровидные оогонии) и оплодотворяющие их мужские (булавовидные антеридии).

Ооспоры возникают по одной в каждом оогонии. Они имеют разнообразную структуру внешней оболочки — сетчатую, бородавчатую, шиповатую. Ооспора зимует и при благоприятных условиях прорастает с образованием зооспор или толстой ростковой трубки с вздутием на вершине, в котором формируется 40—60 зооспор. Но часто

везикулы не развиваются, и в этих случаях ооспора прорастает и образует зачаточный мицелий. Таким образом обеспечивается ежегодное возобновление и циркуляция цистопового гриба в природе.

Самый обычный и широко распространенный вид цистоповых — *Cystopus candidus* (табл. 6). Он вызывает уродливость у растений свыше 240 видов крестоцветных, нападая как на дикорастущие (вайду, гулявник, желтушник, клоповник, крупку, резуху, сердечник, сирению, сумочник — табл. 6, сурепицу и др.), так и на культивируемые (брюкву, горчицу черную и сарептскую, капусту брюссельскую, кочанную, савойскую, цветную, кольраби, левкой, рапс, рыжик и др.). Гриб встречается на всех континентах, не только в умеренной зоне, но и в условиях юга и Крайнего Севера, в долинах и высоко

в горах, с ранней весны и до поздней осени. *C. candidus* содержит морфологические разновидности (*var. candida* и *var. macrospora*) и ряд специализированных форм, приуроченных к разным видам растений.

Широко распространенный гриб *C. tragorogonis* паразитирует на растениях семейства сложноцветных (бессмертник, бодяк, василек, девясил, пиетрум, полынь, злостный сорняк амброзия и др.), как дикорастущих, так и культурных; в Советском Союзе на юге часто встречается на козлороднике. В 1961 г. этот гриб был неожиданно обнаружен в Краснодарском крае на подсолнечнике.

Из других видов цистопуса можно указать на *C. portulacae*, паразитирующий на портулаковых, *C. bliti* — на ширине и растениях семейства амарантовых, *C. swertiae* — на трипутнике.

ЗИГОМИЦЕТЫ

ZYGOMYCETES

В этот класс объединяют грибы с хорошо развитым неклеточным или в зрелом состоянии разделенным на клетки мицелием. Бесполое размножение неподвижными (лишенными жгутиков) спорангиоспорами или конидиями. У зигомицетов особый тип полового процесса — зигогамия, — состоящий в слиянии двух недифференцированных на гаметы клеток.

Класс делится на 4 порядка: *муховые* (Mucorales), *энтомофторовые* (Entomophthorales), *эндогонные* (Endogonales) и *зоогазовые* (Zoogales).

ПОРЯДОК МУКОВЫЕ (MUCORALES)

Муковые грибы занимают довольно обособленное положение среди остальных низших грибов. Обнаруживая немало общих черт в строении таллома (гифальная структура) с оомицетами (сапролегниевые, пероноспорные), муковые одновременно с этим отличаются от них целым рядом морфолого-биологических особенностей.

Таллом муковых грибов состоит из хорошо развитых ветвящихся гиф. Гифы обычно неокрашенные, и длина их колеблется от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Молодые (развивающиеся) гифы одноклеточные, и только у немногих представителей этого порядка (семейство кикселловых) они многоклеточные, чем напоминают таковые сумчатых и других, более высокоорганизованных форм.

У большинства муковых грибов поперечные перегородки в гифах образуются при старении культуры или только в местах локализации репродуктивных органов.

У муковых, как и большинства остальных грибов, гифы довольно однообразны в морфологическом отношении, в связи с чем они не имеют систематического значения. Такое значение для отдельных групп и видов порядка имеют их видоизменения, к которым относятся столоны, ризоиды, хламидоспоры, оидии, аптеросории, гаустории и т. п.

У большинства муковых грибов известны два способа размножения (спороношения) —

бесполое и половое. Однако оба эти способа размножения неравноценны по своему значению в распространении и сохранении в природе грибов данного порядка.

Муковые грибы, за небольшим исключением (некоторые виды рода *зигоринхус*), активно развивают бесполое спороношение, что определяет первостепенное значение его в распространении и сохранении вида в природе. Развитие этого спороношения при благоприятных условиях происходит равномерно на протяжении всего онтогенеза гриба. Исключение в данном случае составляют представители рода *пилоболус*, у которых спороношение развивается с угасающей ритмичностью и только на ранних стадиях онтогенеза гриба.

Муковые грибы характеризуются различной сложностью строения аппарата бесполого размножения, но основными его элементами являются спораносцы и споры.

Спорангиеносцы представляют собой морфологически дифференцированные боковые ответвления вегетативных гиф (рис. 38). Они бывают нитевидные, цилиндрические, шиловидные или булабовидные, простые или различно разветвленные, что имеет важное видовое и родовое систематическое значение. Возникают спорангиеносцы в виде почковидного выроста морфологически недифференцированных участков гиф или их видоизменений (столона, ризоида), нарастающего верхушкой. Исключение составляют грибы родов *пилоболус* и *утаромисес*, у которых спораносцы развиваются из особых клеток гиф субстратного мицелия, именуемых трофоцитами.

У многих муковых грибов спорангиеносцы в период своего активного роста обладают положительным фототропизмом, т. е. изгибаются по направлению к источнику света. Такой особенностью характеризуются, как правило, простые спорангиеносцы и преимущественно у грибов родов *фикомицес*, *пилайра*, *пилоболус* и у крупных форм рода *мукор*. Предполагается, что β-каротин, флаavin или рибофлавин являются теми веществами содержимого клеточной стенки спорангиеносца, которые, поглощая свет определенной длины волны и действуя как раздражитель, обуславливают их положительный фототропизм.

Споры бесполого размножения (спорангиоспоры, мероспорангиоспоры, конидии) муковых грибов представляют собой одноклеточные неподвижные образования. Они имеют различную форму, что важно для определения вида. Для прорастания споры не нуждаются в предварительном периоде покоя. Они прорастают вегетативно ростковой трубкой, которая быстро разрастается, образуя мицелий. Распространяются споры воздушным течением, человеком и животными.

При бесполом размножении споры возникают эндогенно (в споровместилищах) или экзогенно (на вздутых спораносцах). В зависимости от способа образования этих спор и соответствующего строения спораносного аппарата у муковых различают спорангиальный (эндогенный) и конидиальный (экзогенный) типы бесполого спороношения.

При спорангиальном типе (спорангиоспоры, мероспорангиоспоры) споры возникают в особых споровместилищах, образующихся на верхушке спораносцев (боковых веточек), которые бывают трех типов: спорангии, стилоспорангии и мероспорангии.

Стилоспорангии — споровместилища более примитивные по своему строению. Это мелкие (диаметром 80—120 мкм) шаровидные вздутости, содержащие от одной до нескольких тысяч спор. При этом споры заполняют всю внутреннюю полость стилоспорангия.

Спорангии имеют чаще шаровидную форму. Они более крупные (диаметром до 1,5 мм), чем стилоспорангии, и являются только многоспоровыми (содержат до 70 тыс. спор). Кроме того, спорангии снабжены колонкой, которая представляет собой стерильную часть, ограниченную оболочкой, и которая является как бы продолжением верхушки спорангиеносца в полости спорангия. Колонка бывает шаровидной, цилиндрической, конической или обратногрушевидной, что имеет видовое систематическое значение.

Как в спорангиях, так и в стилоспорангиях образуются споры, именуемые спорангиоспорами. Они беспорядочно заполняют эти споровместилища и освобождаются из них в результате растрескивания или разрыва их оболочки.

Мероспорангий — это спорангий цилиндрической формы, расчленяющейся по поперечным перегородкам (перетяжкам) на «цепочку» спор (мероспорангиоспор). Мероспорангии, как правило, имеют мало спор и сохраняют оболочку, которая сростается с таковой боковых сторон мероспорангиоспор.

Половой процесс у муковых грибов зигогамный (гаметангиогамный), при котором происходит слияние содержимого (копуляция) двух особых клеток (гаметангиев) одного или разных талломов и образование так называемой зигоспоры. Основными элементами

ми в этом способе размножения являются копулирующие отроги, выполняющие половую функцию, и зигоспора — продукт полового процесса.

Копулирующие отроги представляют собой обычно короткие боковые ответвления гиф. Они одноклеточные и морфологически отличаются от вегетативных гиф или не отличаются от них. Оба отрога могут быть одинаковые (виды *изогамные*) или неодинаковые (виды *гетерогамные*).

Зигоспоры — это одноклеточные образования, чаще шаровидной формы, с многослойной оболочкой. Наружный слой оболочки зигоспор обычно окрашенный и с бородавчатыми, пирамидальными или звездчатыми выступами. Из-за этих выступов кажется, что зигоспоры снабжены утолщениями соответствующей формы. У некоторых муковых грибов зигоспоры окружены сетчатым или войлочным покровом. В первом случае этот покров образован придатками копулирующих отрогов, а во втором — ответвлениями вегетативных гиф.

Зигоспоры образуются одиночно в месте соединения верхушек копулирующих отрогов. У отдельных муковых грибов зигоспоры развиваются на одном отроге. Такие партеногенетические зигоспоры принято называть азигоспорами.

Развитие полового спороношения начинается с возникновения у гиф боковых ответвлений — копулирующих отрогов, которые растут чаще

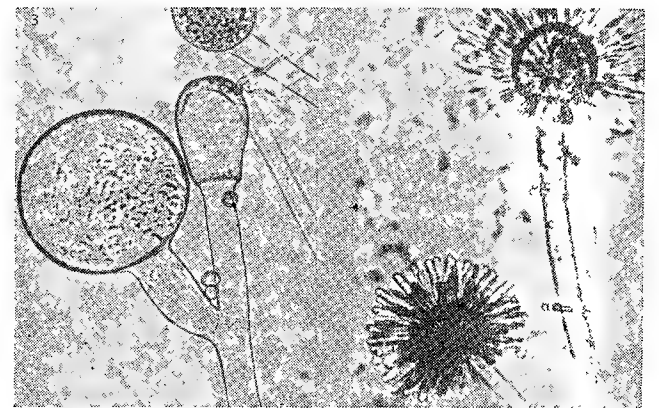
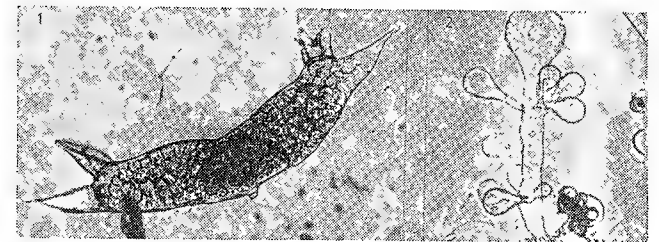


Рис. 38. Спорношения муковых грибов: 1 — эхиноспорангий поперечный (*Echinosporangium transversalis*); 2 — куннингамелла эхинулата (*Cunninghamella echinulata*); 3 — мукор петринсулярис (*Mucor petrinularis*); 4 — синцефалеструм кистевидный (*Syncephalastrum racemosum*).

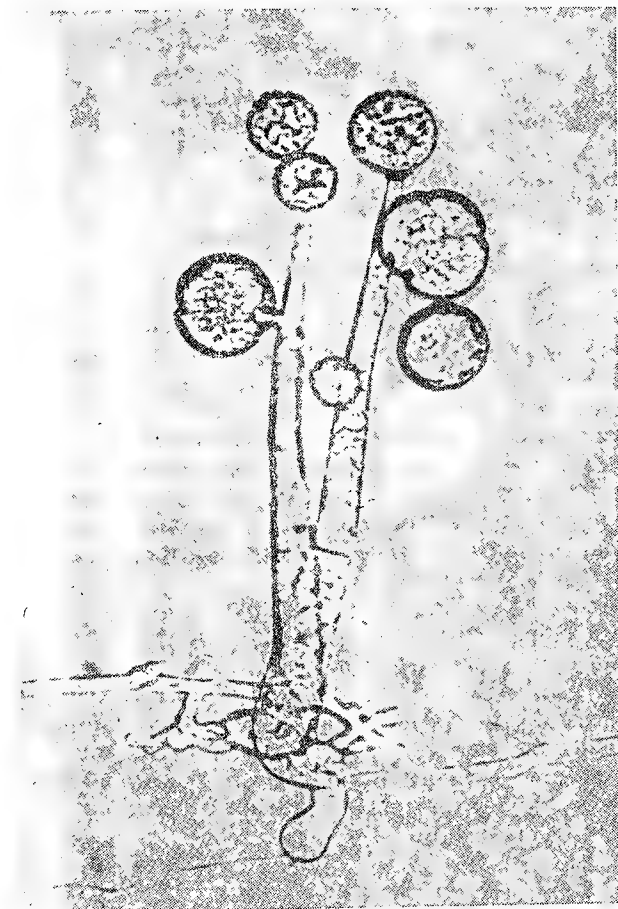


Рис. 39. Мортиерелла (Mortierella).

навстречу друг другу, соединяясь своими верхушками. При этом в каждом отростке возникает поперечная перегородка, отделяющая небольшую верхушечную клетку — гаметангий, содержащий в цитоплазме небольшое число ядер. Затем оболочка у верхушки отростков в месте их соединения растворяется, в результате чего содержимое гаметангиев сливается в образовавшейся при этом крупной клетке. Последняя увеличивается в размере и приобретает толстую оболочку в результате послойного отложения соответствующих веществ, превращаясь таким образом в зигоспору. Одновременно с формированием зигоспоры увеличиваются в размере и копулирующие отростки.

Слияние ядер в образовавшихся зигоспорах происходит вскоре после их формирования, перед прорастанием или в период их прорастания. Лишь немногие зигоспоры способны прорасти, и прорастают они обычно фруктифактивно и только после некоторого периода покоя.

Моноспоровые (односпоровые) культуры большинства мукоровых грибов не развивают поло-

вое спороношение. Но если две или несколько таких культур одного вида выращивать совместно, тогда при определенных комбинациях скрещивания они образуют узкую зону зигоспор в месте встречи колоний. Такая особенность этих грибов связана с тем, что они существуют в двух отдельных половых формах (мужская и женская). Этот феномен открыт в микологии Блексли (1904) на примере мукоровых и известен как гетероталлизм. Виды, обладающие такой особенностью, именуются гетероталлическими. Наряду с ними в порядке мукоровых есть виды, моноспоровые культуры которых постоянно образуют зигоспоры. Развитие последних при благоприятных условиях происходит у них более или менее равномерно по всей колонии. Такие мукоровые грибы, существующие в одной двуполой форме, принято называть гомоталлическими.

У большого числа гетероталлических мукоровых грибов встречаются также такие особи, которые не развивают зигоспоры и не вступают в половую реакцию. Эти грибы нейтральны в половом отношении. Все эти формы гетероталлических мукоровых грибов возникают при митотическом делении ядер зигоспор, которые являются двуполой. Такое расщепление вида происходит при прорастании зигоспор.

Как у гомо-, так и у гетероталлических видов пол обозначается знаком + или —. Причем у гетероталлических грибов под + и — понимается различие в поле отдельных культур, т. е. половые формы, а у гомоталлических этими знаками обозначаются только копулирующие отростки в пределах одной культуры, которая является обоеполой формой.

Мукоровые грибы — в основном сапротрофы, только небольшое число их ведет паразитический образ жизни, причем ограниченный, как правило, своими же сородичами.

Мукоровые грибы легко выделяются и хорошо развиваются в чистой культуре на агаровых средах, в особенности на органических, образуя чаще светлые пушистые колонии.

Мукоровые грибы широко распространены в природе. Они постоянно обитают в почве, где участвуют в процессах разложения органических веществ. В частности, они активно вызывают минерализацию белковых веществ растительного происхождения, при которой происходит обогащение почвы аммонийным азотом.

Другим классическим субстратом для мукоровых грибов служат экскременты травоядных животных, в особенности помет грызунов, а также навоз лошадей и рогатого скота (за исключением коров). Характерно, что на экскрементах мукоровые грибы проявляют выраженную сукцессию в развитии, что связано с их образом жизни (питания). Так, первоначально на экскрементах развиваются сапротрофные грибы, а после того, как их развитие достигает апогея, начинают

развиваться факультативные, а затем и облигатно-паразитные виды.

Мукоровые грибы довольно часто развиваются на различных кормах и на всевозможных пищевых продуктах, вызывая их порчу (плесневение), а также сопутствуют человеку в его повседневной деятельности. Многие из них вызывают также порчу урожая при его хранении или являются возбудителями микоза (мукоромикоза) человека, сельскохозяйственных животных и домашних птиц. Некоторые из них обладают высокой ферментативной активностью или продуцируют β-каротин, жир, органические кислоты, а поэтому находят практическое применение.

Мукоровые грибы — аэробы, но некоторые из них способны расти в отсутствие свободного кислорода и в таком случае образуют молочную кислоту. Характерно, что во всех остальных случаях эта кислота представляет собой типичный продукт анаэробного обмена веществ организмов и наличие кислорода воздуха тормозит эту реакцию — явление, известное как реакция Пастера.

Предполагается, что мукоровые грибы происходят от более низкоорганизованных грибов (сапролегниевых, питиевых), развиваясь в сторону приспособления к наземным условиям существования.

В порядке мукоровых несколько семейств, различающихся преимущественно особенностями бесполого спороношения,

СЕМЕЙСТВО МОРТИЕРЕЛЛОВЫЕ (MORTIERELLACEAE)

Это семейство объединяет грибы, имеющие только спорангии. Большинство его представителей, в отличие от остальных мукоровых грибов, имеют спорангиеносцы шиловидной формы и неокрашенные колонии, нарастающие чаще лопастями, концентрическими зонами (сплошными или прерывистыми) или как радиально расходящиеся лучи (рис. 39, 40).

Мортиерелловые грибы — сапротрофы, не имеющие народнохозяйственного значения. В семействе известно 4 рода, объединяющие около 100 видов.

Наиболее крупным в семействе является род *мортиерелла* (Mortierella), в котором насчитывают почти 90 видов. Грибы этого рода обитают чаще в торфе и во влажных почвах. В культуре они нередко издают чесночный запах, в особенности при выращивании их на среде с пептоном.

СЕМЕЙСТВО ПИЛОБОЛОВЫЕ (PILOBOLACEAE)

Семейство пилоболовых объединяет 3 рода с 15 видами. Пилоболовые грибы характеризуются простыми спорангиеносцами и крупными отделяющимися спорангиями. Копрофильные формы развиваются в природе, как правило, по зам-

кнутому кругу: экскременты животных (чаще травоядных) — пастбищные растения — пищеварительный тракт животных — экскременты животных. Наиболее известны роды *пилоболус*, или *пилобол* (Pilobolus), и *пилайра* (Pilaira).

В роде пилоболус 8 видов. У грибов этого рода спорангии имеют полушаровидную форму и резко отбрасываются по направлению к источнику света, отлетая вместе с колонкой. Характерно для этих грибов развитие спорангиеносцев из трофоцитов и вздутие их в верхней части (подспорангиальное вздутие). Известно, что это вздутие (рис. 41) выполняет функцию тонкого приспособления в наводке стилоспорангия по направлению к источнику света и в освобождении его.

Отбрасыванию спорангиев у пилоболов предшествует повышение тургора в спорангиеносцах. В результате повышения тургора наступает критический момент, при котором оболочка подспорангиального вздутия не выдерживает давления и мгновенно разрывается по окружности у основания колонки, а содержимое спорангиеносца под давлением резко выбрасывается через образовавшееся отверстие тонкой струей. Спорангиеносцы

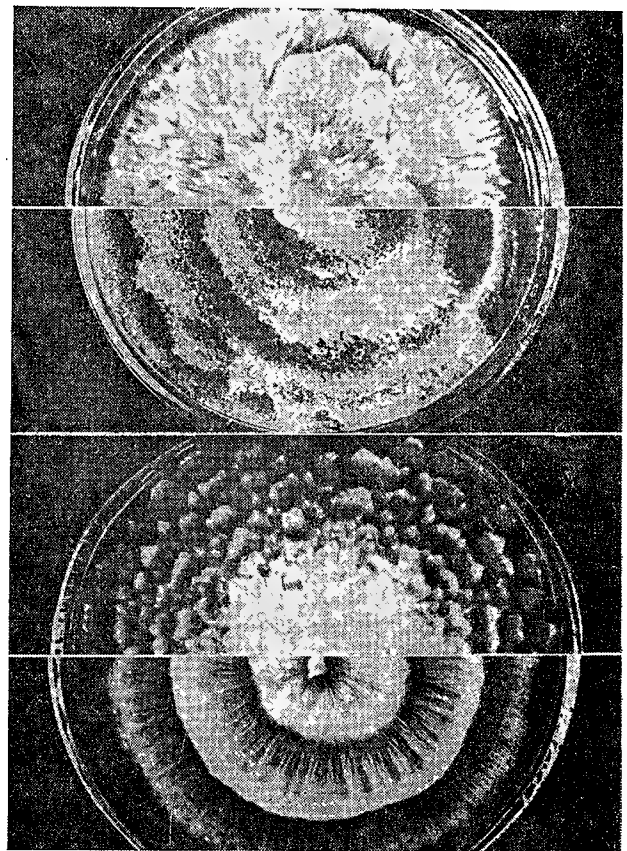


Рис. 40. Колонии видов рода *мортиерелла* (Mortierella) на агаре.

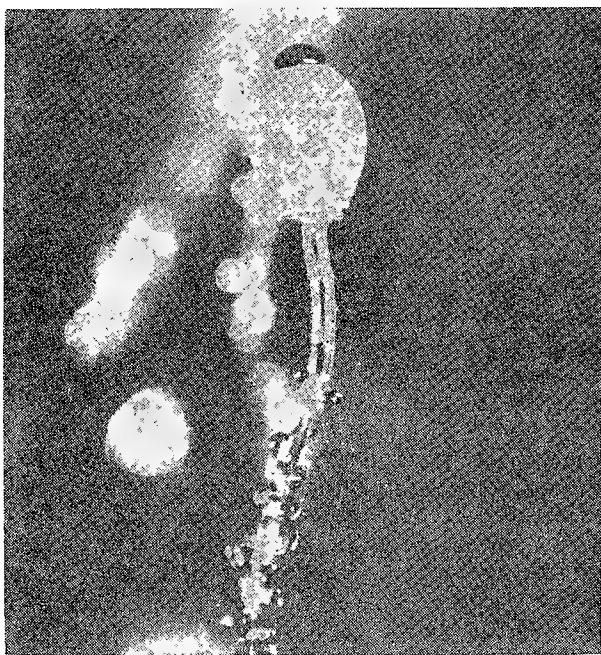


Рис. 41. Спорангий мукорового гриба пиллобола (*Pilobolus*).

при этом мгновенно сморщиваются и спадают в результате внезапного падения тургора и потери содержимого. Начальная скорость полета спорангиев примерно 4,7—27,5 м/с, а летят они на расстояние до 2 м.

Отлетевшие спорангии наталкиваются в полете на преграду и прикрепляются к ней слизью, освободившейся из этих спорангиев после разрыва оболочки от удара. В природе спорангии попадают на пастбищные растения. Затем их поедают животные, которые проглатывают и прикрепленные к растениям спорангии со спорами. Эти споры проходят через пищеварительный тракт животных и выделяются с экскрементами. Затем на экскрементах споры прорастают и начинается новый цикл развития гриба.

В отличие от остальных мукоровых грибов пиллоболы развиваются обычно только при щелочной реакции среды и для своего развития нуждаются в ростовом веществе — карпогене. Это вещество содержится в тканях травянистых растений и в экскрементах травоядных животных. Из пиллоболов наиболее распространены *пиллоболус кристаллический* (*Pilobolus crystallinus*), *пиллоболус длиннотрофоцитарный* (*P. longipes*) и *пиллоболус росянистый* (*P. roridus*). Эти грибы встречаются чаще на конском навозе, где обильно развивают спороношение в утренние часы. При этом навоз как бы покрывается рыхлым войлоком, усеянным многочисленными мелкими бесцветными каплями.

Грибы рода пилайра отличаются от представи-

телей предыдущего рода тем, что у них нет трофоцисты, а спорангиеносцы без подспорангиального вздутия и спорангии вносятся на окружающую растительность в результате мгновенного вытягивания спорангиеносцев. В СССР отмечены *пилайра необычная* (*Pilaira anomala*) и *пилайра кавказская* (*P. caucasica*).

СЕМЕЙСТВО МУКОРОВЫЕ (MUCORACEAE)

Это семейство объединяет грибы, у которых спорангии не отделяются. Освобождение спорангиоспор у мукоровых происходит в результате растворения или разрыва оболочки спорангия непосредственно на спорангиеносце. Спорангии чаще шаровидные, и только у двух монотипных родов они колбовидные (род *саксеней* — *Saksenaea*, рис. 42) или сосисковидные (род *эхиноспорангий* — *Echinosporangium*, рис. 38).

Мукоровые — самое крупное семейство в порядке. В нем 12 родов, охватывающие более 145 видов. Эти грибы широко распространены в почве, на экскрементах травоядных животных и на всевозможных гниющих субстратах растительного происхождения. Громадное большинство из них — сапротрофы.

Грибы некоторых видов семейства мукоровых обладают высокой ферментативной (главным образом амилалитической и протеолитической) активностью, благодаря чему находят практическое применение (в частности, в странах Азиатского континента). Таковы *актиномукор изящный* (*Actinomucor elegans*), *ризонус малоспоровый* (*Rhizopus oligosporus*), *ризонус рисовый* (*R. oryzae*), *ризонус японский* (*R. japonicus*), *мукор китайский* (*Mucor sinensis*), *мукор кистевидный* (*M. racemosus*) и *мукор улитковидный* (*M. circinelloides*).

Эти грибы используются в странах Азиатского континента в качестве компонента закваски («китайские дрожжи», «раги») или непосредственно для ферментативного производства сброженных продуктов питания («соевый сыр», «темпе» и т. п.) из бобов сои, зерна злаков (риса и др.), ядра кокосового ореха, а также для получения спирта из клубней картофеля. Некоторые мукоровые грибы вызывают микозы (мукоромикозы) легких («ложный туберкулез»), головного мозга и других органов человека, сельскохозяйственных животных и домашних птиц, ассоциируются с гематурией и микотическим абортom у свиней, рогатого скота. Такой способностью, например, обладают *абсидия ветвистая* (*Absidia ramosa*), *абсидия зонтикокистевидная* (*A. corymbifera*), *мукор мелкий* (*Mucor pusillus*), *ризонус Кона* (*Rhizopus cohnii*, рис. 43) и *ризонус рисовый* (*R. oryzae*). Эти грибы часто вызывают также порчу (плесневение, самосогревание, мокрую гниль) кормов (сена, соломы и др.), заскисших во влажном состоянии, а также гниение зерна и

различных мясистых плодов (яблоки, груши, клубни картофеля, корнеплоды сахарной свеклы, ириса и др.) при хранении.

В СССР обнаружены представители большинства родов этого семейства.

Род *мукор* (*Mucor*) занимает центральное место в семействе. Грибы этого рода характеризуются одиночными бесцветными спорангиеносцами. Они отходят от морфологически недифференцированных вегетативных гиф субстратного и (или) воздушного мицелия. Спорангиеносцы могут быть простыми или различно разветвленными (чаще моноподиально, неправильно симподиально или кистевидно). У грибов с разветвленными спорангиеносцами веточки обычно прямые, в связи с чем спорангии прямостоячие. Большинство видов мукора гетероталличны.

В дополнение к указанным уже видам этого рода необходимо отметить еще *мукор раманниановый* (*M. ramannianus*). Этот гриб очень широко распространен в кислых лесных почвах. В культуре гриб образует шерстистые колонии красновато-кирпичного цвета, и они отличаются часто узкой concentрической зональностью. Отдельные культуры гриба образуют антибиотик рамицин.

Близки к роду мукор роды *актиномукор* (*Actinomucor*), *цирциnella* (*Circinella*), *зигоринхус* (*Zygorhynchus*) и *сизигитес* (*Syzygites*). Первый из них с видом *актиномукор изящный* (*A. elegans*) и характеризуется мутовчатым ветвлением спорангиеносцев. Цирциnella (в этом роде известно до 12 видов), в свою очередь, характеризуется симподиальным ветвлением спорангиеносцев. При этом боковые веточки спорангиеносцев обычно крючковидно изогнуты или в виде спирального завитка, из-за чего спорангии свисают. Род зигоринхус объединяет 7 гомоталличных видов с резко выраженной гетерогамией. Кроме того, у них зигоспоры возникают часто гроздьями. Род сизигитес монотипный, с видом *сизигитес аспергилловый* (*S. aspergillus*). У этого гриба дихотомически разветвлены спорангиеносцы и сравнительно многоспоровые спорангии. В природе гриб паразитирует на плодовых телах различных базидиомицетов. Он хорошо развивается в культуре на органических агаровых средах, образуя пушисто-войлочные колонии серого цвета.

Род *абсидия* (*Absidia*) объединяет около 25 видов. Для этих грибов характерно наличие апофизы, из-за чего спорангии имеют будто обратнотроговидную форму. Кроме того, у них обычно хорошо выражены столоны и спорангиеносцы отходят чаще по несколько от верхушки дуги столона (рис. 44).

Род *ризонус* (*Rhizopus*) содержит 11 видов. Они характеризуются темными спорангиеносцами, которые отходят чаще по несколько от шейки ризоида (рис. 43). У большинства видов хорошо развиты и столоны. В быту грибы этого рода известны под сборным названием «головчатая плесень».



Рис. 42. Саксеней колбовидная (*Saksenaea vasiformis*).

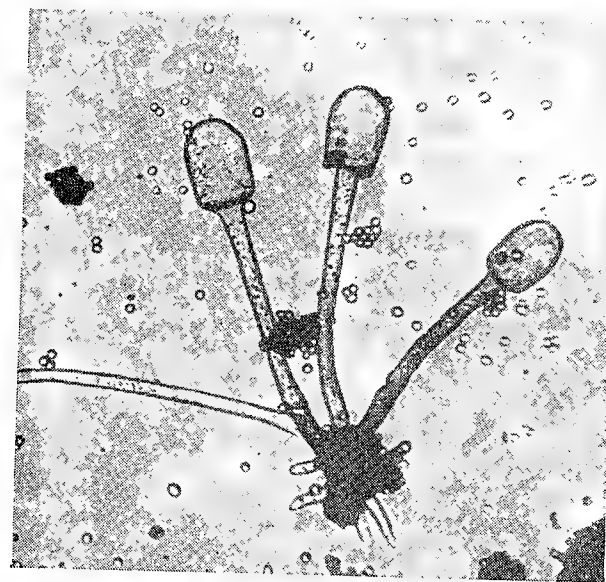


Рис. 43. Ризонус Кона (*Rhizopus cohnii*).

или «черная плесень». Многие представители этого рода обладают высокой ферментативной активностью или образуют различные органические кислоты, благодаря чему находят практическое применение, в особенности в странах Азиатского континента.

Близки к роду ризопус роды *фикомицес* (Phycomyces) и *спинеллус* (Spinellus), насчитывающие соответственно 3 и 6 видов. У грибов этих родов нет столонов, а спорангиеносцы отходят одиночно от гиф субстратного мицелия. При этом представители рода *фикомицес* — безобидные сапротрофы, распространенные в зонах с теплым и умеренным климатом. Грибы рода *спинеллус* ведут паразитный образ жизни на плодовых телах раз-

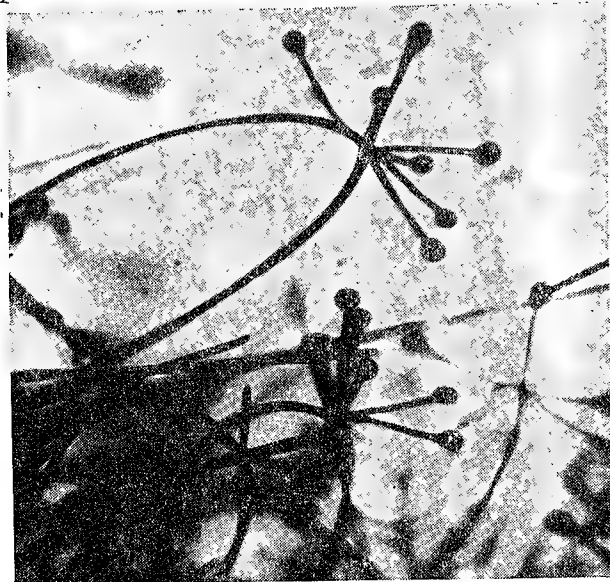


Рис. 44. Абсидия (Absidia).



Рис. 45. Тамнидиум изящный (Thamnidium elegans).

личных базидиомицетов и распространены преимущественно в зоне с прохладным климатом. Кроме того, у *фикомицеса*, в отличие от *спинеллуса*, копулирующие отроги снабжены разветвленными шиповидными придатками, образующими сетчатый покров зигоспор. *Фикомицес* интересен тем, что его можно использовать как продуцент β-каротина.

СЕМЕЙСТВО ТАМНИДИЕВЫЕ (THAMNIDIACEAE)

Это небольшое семейство объединяет грибы, у которых наряду со спорангиями развиваются также конидии и (или только) спорангии. При этом спорангии и (или) конидии образуются на отдельных спорангиеносцах (спорангиеносцах, конидиеносцах) или совместно со спорангиями на тех же спорангиеносцах. В семействе 6 родов, из которых у монотипных *радиомицес* (Radiomyces) и *кокеромицес* (Cokeromyces) спорангии отсутствуют. Бесполое спороношение у них представлено только стилоспорангиями. Наиболее известные (в том числе и в СССР) описанные ниже представители.

Род *тамнидиум* (Thamnidium) объединяет 4 вида, характеризующиеся дихотомически разветвленными спорангиеносцами с верхушечными спорангиями и обычно простыми спорангиеносцами. Близким к нему является род *геликостилум* (Helicostylum) с 8 видами. Для представителей этого рода характерны боковые спорангиоли и стерильные придатки на спорангиеносцах, которые обычно хорошо разветвлены. Грибы обоих родов встречаются чаще в почве и на экскрементах травоядных животных. Отдельные их представители хорошо развиваются при низких температурах и вызывают плесневение говяжьих мясных продуктов при хранении в холодильных установках. Такой особенностью характеризуются, например, *тамнидиум изящный* (T. elegans, рис. 45) и *геликостилум прекрасный* (H. pulchrum).

В роде *хоанефора* (Choanephora) 10 видов, у которых спорангиоспоры с пучком щетинок на двух противоположных концах. Некоторые из грибов рода слабо и спорадически развивают спорангии, но зато обильно образуют спорангиоли, или конидии. Последние, как правило, табачного цвета и продольно исчерчены. Представители этого рода распространены в зонах с жарким и теплым климатом, где развиваются обычно в садовой и огородной почве. Большинство из них поражает цветки и плоды различных огородных и косточковых плодовых культур, причем поражаются ими эти органы у ослабленных растений или при наличии у них механических повреждений. Отдельные виды рода продуцируют β-каротин, выход которого резко повышается в случае совместного выращивания «мужской» и «женской» половых форм. Наиболее активным продуцентом каротина является *хоанефора триспоровая* (C. trisporea).

СЕМЕЙСТВО ПИПТОЦЕФАЛИДИЕВЫЕ (PIPTOCERPHALIDACEAE)

В это семейство входят грибы с мероспорангиальным типом бесполого спороношения. Мероспорангии возникают на плодущих вздутых мероспорангиеносцах (боковых веточках) или на их особых плодущих структурах (спорокладях) по нескольку, образуя шаровидные головки или короткие колонки. В семействе 3 рода.

Род *синцефаластрум* (Syncephalastrum) монотипен, в нем один вид — *синцефаластрум кистевидный* (S. racemosum). Гриб *синцефаластрум* ведет сапротрофный образ жизни и характеризуется симподиально разветвленными мероспорангиеносцами (рис. 38).

Грибы родов *синцефалис* (Syncephalis, рис. 46) и *пиптоцефалис* (Piptocephalis, рис. 47) являются облигатными паразитами, развивающимися, как правило, на других мукоровых грибах, в особенности на копрофильных формах. Причем род *синцефалис* (27 видов) характеризуется простыми мероспорангиеносцами и мероспорангиоспорами, погруженными в слизь, в то время как у рода *пиптоцефалис* (17 видов) мероспорангиеносцы, многократно дихотомически разветвленные, и мероспорангиоспоры, как правило, не погружены в слизь (виды сухоспоровые). Кроме того, виды рода *синцефалис*, в отличие от видов рода *пиптоцефалис*, сильно угнетают развитие гриба-хозяина.

СЕМЕЙСТВА КУННИНГАМЕЛЛОВЫЕ (CUNNINGHAMELLACEAE), КИКСЕЛЛОВЫЕ (KICKXELLACEAE) И ДИМАРГАРИТОВЫЕ (DIMARGARITACEAE)

Грибы первого семейства характеризуются конидиальным типом бесполого спороношения. При этом конидии возникают одиночно на плодущих вздутых конидиеносцах (боковых веточках), образуя, в зависимости от формы вздутий, шаровидную головку или колонку. В семействе известно 6 родов, объединяющих 16 видов. Это сапротрофные формы, распространенные довольно широко в почве и на отмерших субстратах растительного происхождения.

Наиболее известны роды *куннингамелла* (Cunninghamella, рис. 38) и *хетоклядиум* (Chaetocladium). Отдельные представители *хетоклядиума*, подобно видам рода *геликостилум*, вызывают плесневение говяжьих мясных продуктов при хранении в холодильниках.

Грибы остальных двух семейств порядка мукоровых — *кикселловые* (Kickxellaceae) и *димаргаритовые* (Dimargaritaceae) — ведут обычно паразитный образ жизни (чаще на других мукоровых) и известны преимущественно на Американском континенте.

Семейство кикселловые (в нем известно 3 рода с 12 видами) объединяет формы, характеризую-

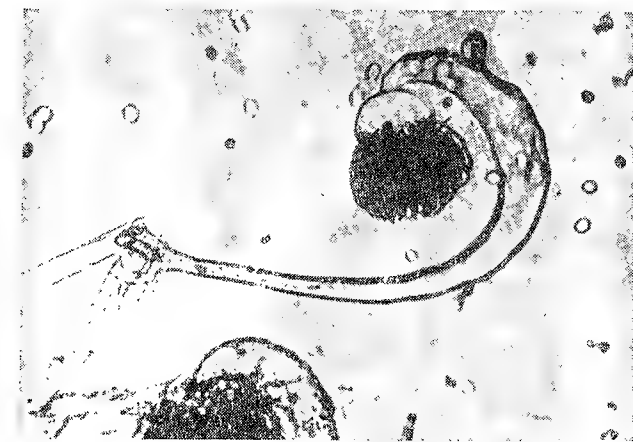


Рис. 46. Синцефалис роговой (Syncephalis corni).

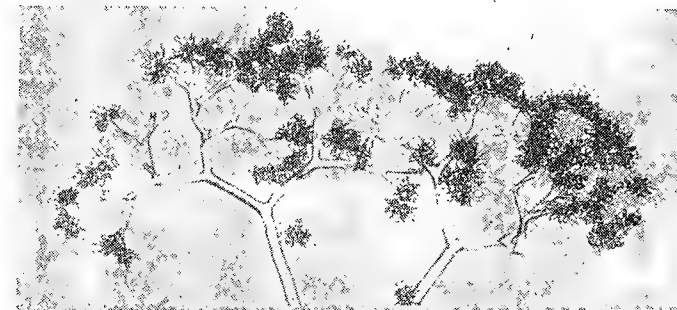


Рис. 47. Пиптоцефалис (Piptocephalis).

щиеся одиночными конидиями. Последние, в свою очередь, образуются более или менее тесным слоем на спорокладях, которые имеют чаще лодковидную форму.

Семейство димаргаритовых содержит 7 родов, насчитывающих 22 вида. У грибов этого семейства конидии собраны по две в акропетальной цепочке и возникают мутовками на верхней части клеток спорокладиев. Спорокладии у них состоят из 2—4 клеток, собранных в цепочки.

ПОРЯДОК ЭНДОГОНОВЫЕ (ENDOGONALES)

Для эндогоновых грибов прежде всего характерно наличие особых подземных образований, или спорокарпов. Их можно обнаружить в лесной почве, в моховой подстилке или на растительных остатках. Это очень плотные округлые тела желтоватого цвета величиной от нескольких миллиметров до 2—3 см (рис. 48). Они представляют собой плотное сплетение гиф несептированного мицелия. Внутри такого сплетения находится несколько округлых многоспоровых спорангиев, зиготы или хламидоспоры. Последние чаще всего образуются в тех же спорокарпах, в которых

заклучены зиготы. Такие спорокарпы очень похожи на плодовые тела других грибов, поэтому, когда их впервые обнаружил Г. Ф. Л и н к (1809), он принял спорокарпы за плодовые тела грибов-гастеромицетов. Впоследствии другие микологи принимали их за плодовые тела сумчатых грибов, в частности трюфелевых. В 1911 г. Ф. В. Б у х-го л ь ц исследовал эти грибы и доказал, что они относятся к грибам-фикомицетам. Он привел список известных тогда 17 видов главного рода — *эндогоне* (*Endogone*), из которых 7 были описаны

впервые им самим. В последующие годы было описано еще более 10 видов этого рода. Все они имеют хорошо развитый неклеточный мицелий, пронизывающий почву или растительные остатки.

В середине текущего столетия было доказано, что виды рода *эндогоне* не только могут жить в почве как сапротрофы, но и образуют микоризу с некоторыми высшими растениями, например с земляникой, яблоней, томатами, салатом, пшеницей и другими злаками. При этом мицелий гриба проникает в клетки корня растения, обра-

зую в них, древовидно ветвящиеся гифы — а р б у с к у л ы или округлые вздутия — в е з и к у л ы.

При бесполом размножении образуются спорангии (без колонок) на концах более толстых гиф, содержащие от 4 до 12, иногда даже больше спор (рис. 48). Эти спорангии заключены, как сказано выше, внутри подземных плотных образований — спорокарпов.

Половой процесс был впервые прослежен у вида *Endogone lactiflua*. Он представляет собой слияние двух одноядерных клеток, одна из которых, более крупная (женская), отделяется на конце более толстой ветви мицелия, а другая, меньшая (мужская), — на более тонкой. Протопласт меньшей клетки переходит в большую. При этом ядра клеток не сливаются. Затем из этой большей клетки вырастает пузырь, или вздутие, в которое перетекает содержимое с двумя несслившимися ядрами. Пузырь разрастается, оболочка его утолщается, и в нем развивается толстостенная зигота с многослойной и своеобразной оболочкой, один слой которой напоминает язычки пламени (рис. 48). Окружающие зиготу гифы так же утолщают свои оболочки, плотно сплетаются и образуют спорокарп. Обычно в нем содержится по нескольку зигот. У других видов *эндогоне* (*E. sphagnophila*, *E. pisiformis*) сливающиеся клетки многоядерны. Прорастание зиготы не прослежено. Есть предположение, что оно происходит в том случае, если зигота пройдет через пищеварительный тракт животного, съевшего спорокарп.

Некоторые виды *эндогоне* удается культивировать. Одни из них образуют в чистой культуре спорангии (*E. malleola*), другие (*E. sphagnophila*) — и зиготы. В культуре возникают иногда и хламидоспоры, но спорокарпы при этих условиях не развиваются.

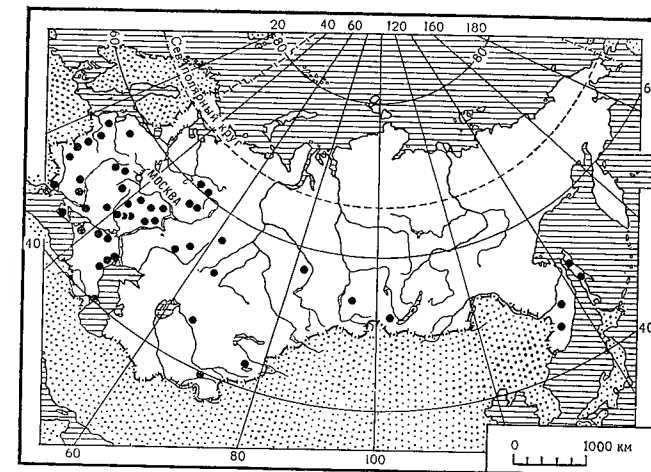
Наиболее широко распространен вид *E. lactiflua*. При разрезании спорокарпа этого гриба на ранних стадиях из него выступает бледно-розовая жидкость (млечный сок).

Известны еще и другие роды эндогоновых, которые развиваются как сапротрофы на древесине, например *склероцистис* (*Sclerocystis*). У него зиготы лежат в спорокарпе плотным слоем.

ПОРЯДОК ЭНТОМОФТОРОВЫЕ (ENTOMOPHTHORALES)

В этот порядок грибов входит одно семейство — *энтомофторовые* (*Entomophthoraceae*), почти все представители которого — паразиты насекомых. Характер паразитизма и особенности биологии этих грибов давно привлекали внимание.

Несмотря на то что первые описания этих грибов появились еще в конце XVIII в., таксономия внутри семейства до сих пор вызывает много споров. Большинство авторов признает в этом семей-



Карта 2. Распространение энтомофторовых грибов на территории СССР.

стве 3 рода: *энтомофтора* (*Entomophthora*), *массоспора* (*Massospora*) и *тарихиум* (*Tarichium*).

Наиболее обширен род *энтомофтора*, включающий более 60 видов.

Положение рода *тарихиум* в значительной степени условно, так как у грибов этого рода найдены только гифы и покоящиеся споры. Спороншения нет, или оно встречается довольно редко.

Энтомофторовые грибы представляют наглядный пример перехода низших водных грибов к наземному образу жизни; на смену подвижным спорам у них появились конидии.

Энтомофторовые грибы широко распространены во всем мире. В США зарегистрировано около 50 видов. В нашей стране эта группа грибов еще мало изучена, однако они обнаружены в разных зонах СССР (карта 2) и уже выявлено более 25 видов паразитов насекомых. Как показывает опыт изучения энтомофторозов тлей на бобовых и плодовых культурах, наблюдения за поражением их в естественных условиях позволили выявить 6 видов, относящихся к этой группе, во всех местообитаниях этих насекомых. Исследования, проведенные во Франции, в США, Швеции, Великобритании, показали, что там тли также интенсивно поражаются энтомофторозом.

Энтомофторовые грибы поражают большое количество видов насекомых из 12 отрядов. Кроме того, известны грибы, паразитирующие на других членистоногих (клещах, многоножках и пауках).

Среди энтомофторовых грибов есть виды, которые поражают широкий круг насекомых, относящихся к нескольким далеко отстоящим отрядам, и наряду с этим известны сравнительно узкоспециализированные виды, вызывающие микоз у насекомых из 1—2 семейств одного отряда.

К широкоспециализированным видам относится *Entomophthora sphaerosperma* — паразит капустной белянки, капустной моли, ряда видов тлей, щелкунов и их личинок, трипсов, яблон-

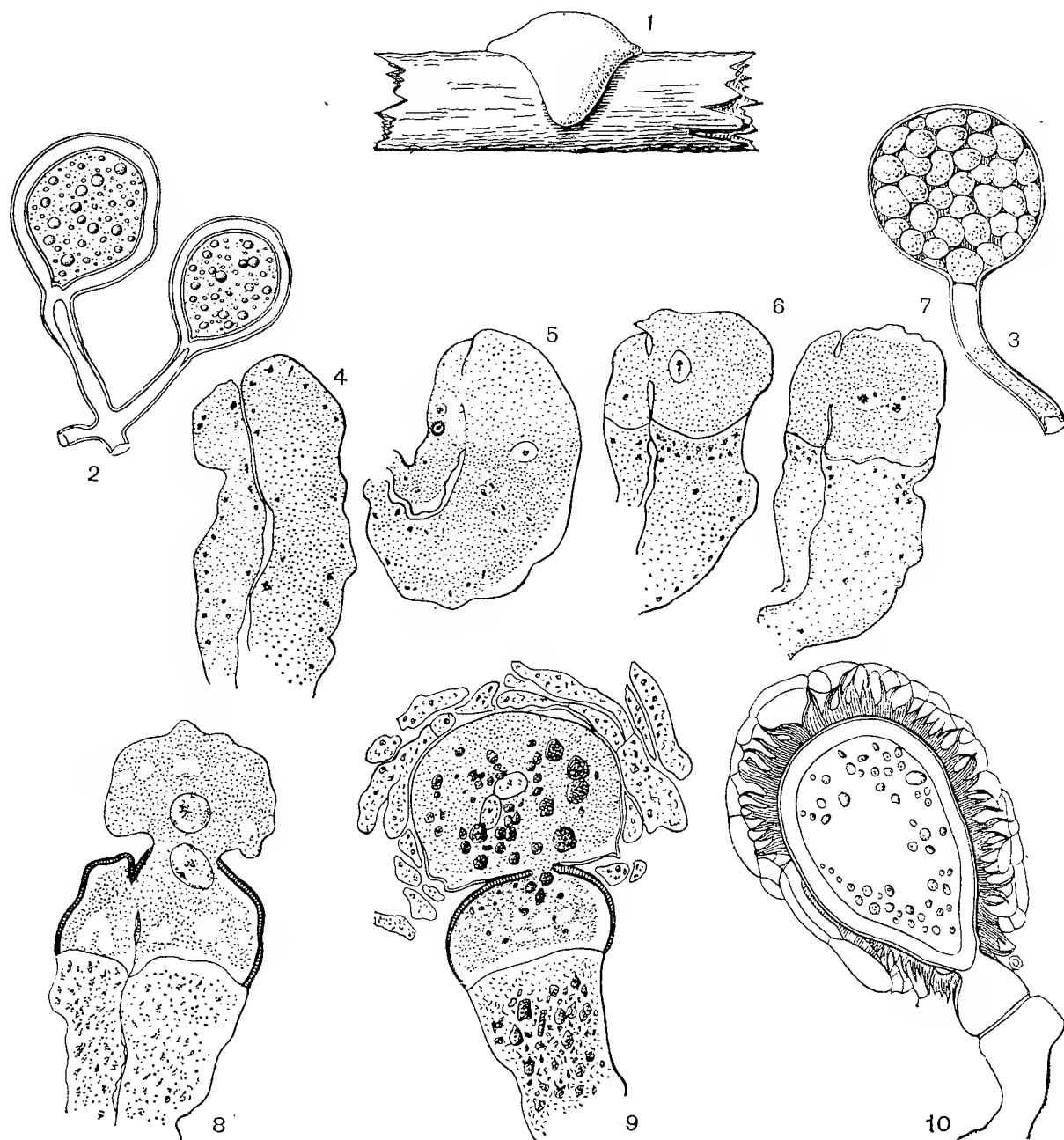


Рис. 48. Эндогоне (*Endogone*):

1 — внешний вид плодового тела; 2 — хламидоспоры; 3 — спорангий; 4—10 — половой процесс.

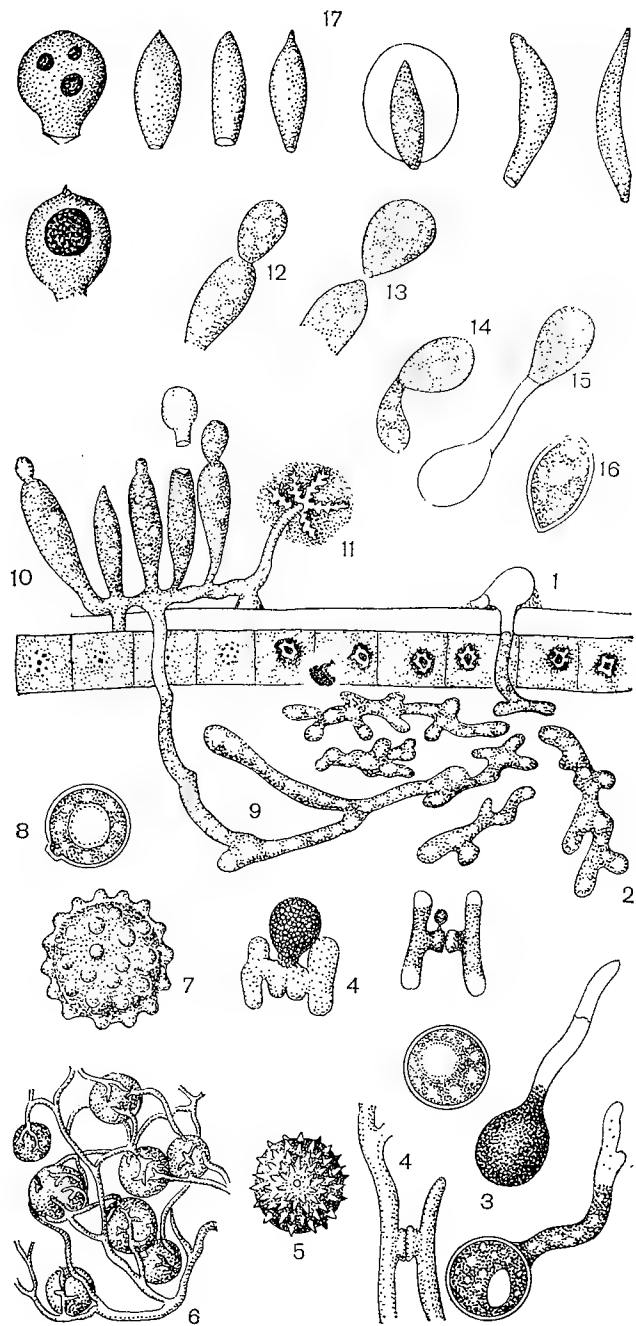


Рис. 49. Цикл развития и морфология энтомофторовых грибов:

1 — прорастающая конидия; 2 — гифы и гифенные тела; 3 — образование азигоспор; 4 — образование зигоспор у энтомофтора сепулхалиса (*Entomophthora sepulchralis*); 5 — покоящаяся спора у энтомофтора эхиносперма (*E. echinosperma*); 6 — покоящиеся споры в сплетении гиф у энтомофтора ризоспора (*E. rhizospora*); 7 — покоящаяся спора из мухи (*Sarcophaga aldrichi*); 8 — покоящаяся спора, образовавшаяся в погруженной культуре (из бабочки); 9 — гифы в теле хозяина; 10 — конидиеносцы с образующимися конидиями; 11 — ризонд, прикрепляющийся к поверхности; 12 — конец конидиеносца с конидией; 13 — отбросившаяся конидия; 14 — конидиальный росток; 15 — образование вторичной конидии; 16 — отделившаяся конидия; 17 — разные типы конидий.

ной медяницы и др., т. е. представителей по крайней мере четырех отрядов.

E. coronata не только поражает много видов насекомых, но является также паразитом лошадей, мулов и даже человека. Это единственный вид из семейства энтомофторовых, способный вызывать микозы у теплокровных. Индийские авторы по морфологическим и биологическим особенностям относят этот вид к роду конидиоболус (*Conidiobolus*).

Более узкоспециализированы в отношении насекомых *Entomophthora erupta* — паразит клопов семейства *Myridae* и *E. grylli* — паразит сверчков и саранчовых.

Грибы рода *Massospora* паразитируют на цикадах, при этом *Massospora cicadina* поражает только семнадцатидневную цикаду.

Энтомофторовые грибы образуют внутри питающего субстрата одноклетную слабо разветвленную грибницу большого диаметра (10—13 мкм), с большим количеством жировых капелек. В пораженных насекомых мицелий распадается на отдельные элементы (гифенные тела), имеющие неправильную форму и различные размеры. Током крови эти элементы разносятся по телу хозяина и постепенно заполняют его, замещая разрушенные ткани. Рост гриба продолжается до тех пор, пока все внутренние структуры оказываются разрушенными и тело насекомого приобретает вид хитинового мешка, наполненного грибными элементами.

Гифенные тела могут быть найдены в голове, груди, брюшке и даже в ногах насекомого. Продолжительность периода от прорастания конидий до гибели крупных объектов (саранча) занимает от 5 до 8 суток, у мелких (комары, мошки, тли) не превышает 2—3 суток. Это показывает, с какой скоростью болезнь может распространиться в популяции.

Смерть насекомых происходит от нарушения циркуляции крови и от выделяемых грибом продуктов жизнедеятельности — токсинов и ферментов. На ферментативное действие указывает разжижение тканей хозяина. У недавно погибшей саранчи, например, можно наблюдать растягивание брюшка по сегментам и при разрыве покрова вытекание жидкости с гифенными телами. В дальнейшем они прорастают в мицелий, выходящий на поверхность тела насекомого в виде бархатистого налета или щетки. Этот налет состоит из сплошного слоя конидиеносцев, образующих на концах по одной большой (от 10 до 75 мкм) конидии различной формы. Конидии одноклеточные, тонкостенные, бесцветные, реже слегка окрашенные, с зернистой плазмой и жировыми каплями. Стенки конидий гладкие, основание более или менее сосочковидное (рис. 49).

На брюшной стороне погибших насекомых вырастают корнеподобные образования, называемые ризоидами. Это своеобразный якорь,

прикрепляющий пораженное насекомое к субстрату (рис. 50). В таком виде погибшие насекомые могут сохраниться до следующей весны. Образование ризоидов свойственно видам грибов рода энтомофтора, имеющим разветвленные конидиеносцы, в связи с чем этот признак используется как диагностический. Другие виды грибов прикрепляют к субстрату свои жертвы хоботком (рис. 51).

Насекомые, погибшие от разных видов энтомофторовых грибов, характеризуются различной окраской кожного покрова, типом поверхностного роста мицелия и другими симптомами. Эти симптомы помогают при определении возбудителя заболевания.

Цикл развития энтомофторовых грибов от прорастания конидии, попавшей на кутикулу насекомого, до образования на его поверхности конидиеносцев показан на рисунке 49.

Биология этих грибов интересна во многих отношениях. Важной особенностью энтомофторовых грибов является отстреливание зрелых конидий со значительной силой на расстоянии, в тысячи раз превосходящие их размеры. Толчок, с силой отбрасывающий конидию, образуется от давления плазмы под образовавшейся перегородкой при разрыве конидиеносца. Интересно, что массовая гибель некоторых насекомых, например саранчовых, происходит в определенные часы, между 15 и 17 ч пополудни. Ночью образуются конидиеносцы, а обстрел конидиями происходит рано утром, когда саранчуки скапливаются в массе и роса покрывает листья.

Отбрасываясь, конидии несут часть плазмы



Рис. 50. Гусеницы кольчатого шелкопряда, пораженные энтомофторозом.

конидиеносца, что помогает им прикрепляться к поверхности. От множества отброшенных конидий на расстоянии 1,5—2 см вокруг мумифицированного насекомого образуется более или менее плотный ореол мучнистого вида.

Конидии остаются жизнеспособными непродолжительное время — в пределах 72 ч. При попадании в воду они немедленно прорастают.

Можно удивляться жизненной силе этих грибов. Если конидия не попадает на субстрат, который может обеспечить необходимые условия для существования гриба, она прорастает во вторичную, третичную (которые тоже отбрасываются) конидию, что продлевает их жизнь в окружающей среде, пока она не попадает на восприимчивого хозяина. Последующие конидии могут значительно отличаться по форме и размерам от первичных, иногда они образуются на тонких капиллярах, в частности у грибов *E. sphaerosperma* и *E. fresenii*. Размеры последующих конидий обычно меньше. В связи с этим для определения вида важно учитывать размеры конидий, образовавшихся в начале периода отбрасывания.

У некоторых видов насекомых инфекционный процесс протекает иначе и не носит характера генерализованного микоза с отбрасыванием конидий после гибели хозяина. При поражении зеленого яблонного клопа грибом *E. erupta* паразит внедряется в заднюю половину заднегруди, повреждая большие крыловые и ножные мускулы, тогда как мускулы передне- и среднегруди остаются нетронутыми. Это означает, что больные насекомые еще способны активно передвигаться, способствуя распространению болезни. Анало-

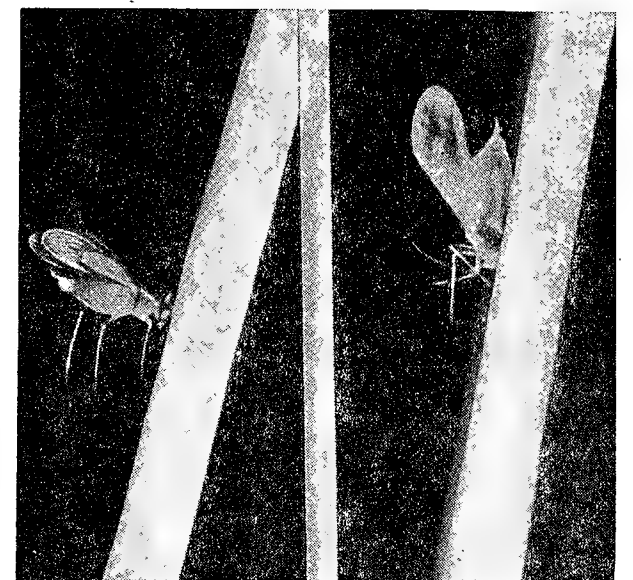


Рис. 51. Гороховая тля, погибшая от энтомофтороза (разные типы прикрепления к субстрату).

гичным образом происходит рассеивание конидий грибов рода *Massospora*, поражающих цикад.

Как видно, в распространении энтомофтороза большое значение имеет поведение насекомых. Пораженные особи саранчовых (итальянский прус, одиночные кобылки, марокканская саранча и др.) взбираются на верхушки травянистых растений или кустарников и гибнут там в характерной позе, зацепившись передними и средними ногами за стебли, всегда вверх головой. Задние ноги бывают поджаты или судорожно вытянуты. Такая позиция способствует максимальному попаданию отстреливающихся конидий на находящихся в нижних ярусах растений и ползающих на почве насекомых. Кроме того, высоко расположенные конидии легче разносятся воздушными течениями.

Другая важная особенность энтомофторовых грибов — способность образовывать покоящиеся споры, которые обеспечивают сохранение вида в неблагоприятные периоды погоды или отсутствия восприимчивого хозяина. Благодаря этому грибы могут переносить суровые зимы и жить в засушливых районах.

При наличии хозяина следующей весной происходит заражение покоящимися спорами. В случае отсутствия восприимчивых насекомых-хозяев покоящиеся споры образуют ростковые трубки, которые функционируют как конидиеносцы и также отбрасывают конидии. При этом могут быть образованы вторичные и третичные конидии, что удлиняет срок сохранения этой нестойкой фазы в природе до непосредственного контакта с хозяином.

Покоящиеся споры образуются чаще внутри тела насекомого после заполнения его гифами. Однако возможно образование покоящихся спор и на поверхности насекомого. Это отмечено при поражении некоторыми видами грибов комаров, проволочников и др.

Покоящиеся споры образуются из гиф бесполом или половым путем. В первом случае спора образуется в середине или на конце гифенного тела. В образующуюся спору из него переливается содержимое, и молодая спора отделяется перегородкой (рис. 52). Опустошенные участки гиф отмирают. Споры, возникшие в результате бесполого процесса, называются а з и г о с п о р а м и.

При половом процессе происходит слияние мужских и женских гамет. Их роль могут выполнять участки гиф различного размера (рис. 49). На месте слияния или вблизи него возникает вздутие, превращающееся в покоящуюся спору. В этом случае спора носит название з и г о с п о р ы.

Покоящиеся споры, возникающие тем или иным путем, большей частью бесцветные, шаровидные, за исключением *E. fresenii*, у которого споры эллиптические или яйцевидные, темные, и *E. coleopterorum*, характеризующегося широкоовальными

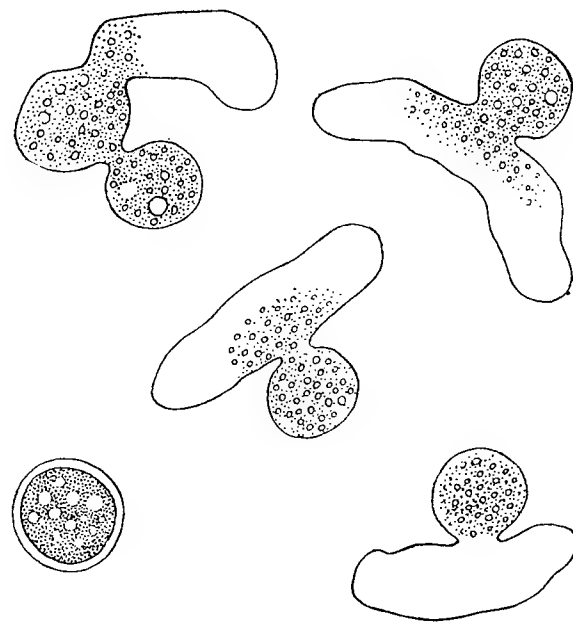


Рис. 52. Образование покоящихся спор (азигоспор) из гифенных тел.

или грушевидными спорами. Споры слабо варьируют в размерах. Большинство покоящихся спор имеет гладкие стенки, но у некоторых оболочка бородавчатая, складчатая, с шипами и волосками (*E. echinospora*, *E. coronata*). Внутреннее содержимое спор отличается большим количеством жира: в недавно образовавшихся спорах много мелких жировых капель, в зрелых — капли крупные, занимающие почти все пространство.

В первый период образования покоящихся спор насекомые мало отличаются от тех, на которых прорастают конидиеносцы. Однако в последующий период насекомые, содержащие покоящиеся споры, мумифицируются.

Покоящиеся споры, взятые из природного материала, в искусственных условиях очень плохо прорастают (2—5%). Повысить процент прорастания не удается даже воздействием кислот, понижением температуры, радиацией, магнитным полем. При многочисленных опытах по использованию различных физических и химических воздействий на стимуляцию прорастания покоящихся спор гриба *E. sphaerosperma* из гусениц капустной белянки нам удалось прорастить их только после облучения рентгеновскими лучами в дозе 1000 р. Некоторое увеличение процента прорастания было вызвано воздействием ультразвука. По мнению американских авторов, значительное прорастание покоящихся спор наблюдается после 10-минутного нагревания до 93 °С.

В природе покоящиеся споры, несомненно, находят подходящие условия для прорастания, после чего осуществляется первичное заражение насекомых. По-видимому, в природе действует комплекс физических и химических факторов

в сочетании, которое пока не может быть осуществлено в опыте. Возможно также, что период покоя спор превышает годовой срок. В основном покоящиеся споры остаются в почве, попадая туда с трупами насекомых, но, очевидно, сохранение спор происходит также в складках коры деревьев на растительных и других остатках, представляющих источник заражения для насекомых, ведущих надземный образ жизни (медяницы, гусеницы многих видов бабочек, пилильщики и т. п.).

Благодаря скорости прохождения цикла развития и указанных выше особенностей в распространении и сохранении этих грибов в природных условиях, энтомофторовые грибы способны вызывать внезапные опустошительные эпизоотии многих видов насекомых.

Первоначальное заражение происходит от спор, сохраняющихся в почве или на растительных остатках. На это указывает возникновение частых вспышек заболевания на залежных землях, пастбищах, многолетней люцерне.

Раз начавшись, заболевание в насекомых развивается чрезвычайно быстро с последующим образованием конидий, их отстреливанием и прорастанием на новых особях. Нарастание болезни идет в геометрической прогрессии. Миграция зараженных крылатых особей с последующим отстрелом конидий на популяции здоровых особей является наиболее эффективным путем расселения спор. Приведенные выше случаи перелетов зараженных цикад и клопов с рассеивающимися на лету конидиями имеют тоже большое значение. Нельзя исключить также возможность перезаражения особей при каннибализме, что наблюдается нередко у насекомых многих видов.

Наиболее часто встречается заболевание комнатной мухи, вызываемое энтомофторовым грибом *Entomophthora muscae*, так называемая «осенняя болезнь» мух. Пораженные микозом мухи остаются прикрепленными к оконным стеклам, стенам. Брюшко мух увеличивается в размерах, и между сегментами появляется бархатистый налет конидиеносцев с отбрасывающимися конидиями. Каждая конидия, отбрасываясь, захватывает с собой часть плазмы конидиеносца, что позволяет ей прикрепиться к поверхности предметов или к новой жертве. От отбросившихся конидий образуется ореол вокруг тела мух.

В некоторые годы гибель мух от энтомофтороза носит массовый характер. Известны факты, доказывающие важное значение энтомофторовых грибов в уничтожении мух.

Наблюдения, проведенные в островных пойменных дубравах долины среднего Днепра в 1957 г., показали, что гусеницы златогузки, в огромном количестве вышедшие из зимних гнезд весной, объели листву дуба и перешли на другие, песчовые породы. Условия перенаселения и голодания, а также частые дожди вызвали вспышку эпизоотии (возбудитель *E. aulicae*), ко-

торая привела к полному уничтожению популяции. По описанию Л. И. Францевича, все стволы дубов до вершин были покрыты мумифицированными трупами гусениц, а под ветками мертвые гусеницы скоплялись зеркала по 10—30 штук. В таких местах выхода куколок и бабочек не было.

Эпидемическая вспышка энтомофтороза жуков-щелкунов (их гибель достигла 80%) была отмечена под Москвой летом 1928 г. Пораженные жуки снизу прикреплялись к листу ризоидами, часто они оказывались с растопыренными вбок крыльями, тело разбухало вследствие прорастания мицелием. Этому заболеванию способствовала затянувшаяся влажная весна с значительно пониженной температурой. Подобные массовые заболевания известны у многих видов тлей, саранчовых, яблонной медяницы, совки гаммы, сосновой совки и других насекомых.

Большей частью такие болезни отмечаются после периодов морозящих дождей, способствующих быстрому прорастанию и отбрасыванию конидий.

Кроме насекомых, вредящих культурным растениям, энтомофторовые грибы в массовом количестве поражают и насекомых, имеющих медицинское значение. В частности, энтомофторовые эпизоотии наблюдаются у комаров семейства *Culicidae*, что имеет немаловажное практическое значение. В недавнее время, в связи с интенсификацией исследований по биологическим методам борьбы с вредными насекомыми, было начато плановое изучение микозов комаров в нашей стране. Повышенный интерес к биологической борьбе с кровососущими комарами объясняется появлением высокоагрессивных по отношению к человеку популяций *Culex pipiens*, резким возрастанием устойчивости этих насекомых к ядам и естественным стремлением к сокращению объема использования химических средств.

Этот интерес еще более разогрелся успешными попытками ряда зарубежных авторов интродуцировать некоторые виды низших грибов в изолированные места резерваций комаров. Однако, прежде чем применить грибы в целях биологической борьбы в этой области, необходимо изучить их биологию, экологию и пути распространения.

С 1966 г. появляются сообщения (Е. С. Куприянов) об обнаружении случаев энтомофтороза комаров *C. pipiens*, вызываемого грибом *Entomophthora conglomerata*, в Подмоскovie и Ростовской области.

Наиболее часто жертвами энтомофтороза становятся новорожденные комары, обнаруживаемые в прибрежной полосе водоемов, густо заросших растительностью, у карт полей фильтрации, в смотровых колодцах и т. п.

Впервые гриб *E. conglomerata* был обнаружен и описан в России Н. В. Сорокиным в 1876 г. По описанию этого автора, трупы ко-

маров *Culex pipiens*, *C. annulatus*, *C. nemorosus* найдены плавающими на спинке, с распростертыми вверх ножками. Брюшко их вздуто, а между сегментами выступает белая масса. Срединная часть брюшка покрыта плотной белой массой в виде толстого слоя. Белый налет состоял из конидиеносцев и конидий гриба. При вскрытии комаров можно было видеть, что клетки паразита заполняли всю полость тела: концом иглы можно было вынуть всю массу паразита. Клетки гриба были неправильной формы, без перегородок и наполнены зернистой цитоплазмой, которая находилась в движении. Кроме упомянутых клеток брюшко было набито длинными, неправильной формы перегородчатыми волокнами, редко ветвистыми и пустыми (без содержимого). Пустые клетки, сросшись друг с другом, образуют строму, а из стромы поднимаются гифы, в которые переходит все содержимое стромы. Конидии представляют собой круглые клетки, заостренные на одном конце, с блестящей каплей жира в середине.

В 1967—1969 гг. этот гриб и несколько других видов были найдены А. М. Гольбергом на разных видах кровососущих комаров, симулид, некровососущих комаров рода *Chaoborus*, а также мокрецов в нескольких пунктах Подмосковья. Был значительно расширен видовой состав энтомофторовых грибов, паразитирующих на комарах и мокрецах в нашей стране.

Пораженные насекомые внешне отличаются по цвету конидиального налета, который варьирует от белого до светло-зеленого. Налет выступает между сегментами тела комаров, преимущественно в местах менее хитинизированных. В некоторых случаях вместо конидиеобразования наблюдается образование покоящихся спор, характерных для всех энтомофторовых грибов.

Обнаружение пораженных комаров в полевой обстановке не представляет особой трудности, поскольку их вид обычно очень характерен. Мертвые насекомые с налетом гриба плавают на поверхности водоема или лежат на влажной земле под покровом прибрежной растительности. Вокруг мертвых насекомых обычно заметен белый налет, состоящий из отстрелянных конидий. В воде конидии прорастают в мицелий, образующий студенистую пленку по всей прибрежной полосе водоема в период массовой гибели комаров. В сухих местах тела погибших комаров высыхают и разрушаются.

Наибольшее число больных комаров (73,2—95,5%) встречается под покровом растительности у водоема; на расстоянии 200—500 м от водоема встречалось 12,3—63,0%, а дальше (800 м от водоема) больных комаров совсем не находят. Причина этого в биологических особенностях энтомофторовых грибов и в поведении комаров. Зараженные грибом у водоемов новорожденные комары быстро прорастают мицелием и вследствие этого теряют подвижность. В наблюдени-

ях и опытах обнаружено, что энтомофторозом заражаются не только взрослые (до 100%), но и другие стадии развития комаров, особенно в фазе куколки (60—90%).

Оказывается, мужские и женские особи реагируют на заражение различно: самки более восприимчивы к энтомофторозу. Показано также, что у энтомофторовых грибов отмечается довольно узкая специализация в отношении видов хозяев. Из комаров наиболее подвержен этому заболеванию *Culex pipiens*.

Комары вида *Aedes dorsalis*, присутствовавшие в тех же естественных водоемах, где находят массовое поражение *Culex pipiens*, энтомофторовыми грибами не заражаются. При искусственном заражении грибом *Entomophthora sp.* комаров разных видов семейства *Culicidae* *C. pipiens* были поражены на 85%, тогда как *Aedes dorsalis* и *A. aegypti* — на 5—7%, а два вида рода *Anopheles* не подвержены заражению. При этом конидии попадают на комаров, застревая в волосках на поверхности тела, но заражения не происходит. Разгадка этой специфичности может заключаться в различной структуре поверхности насекомых, особенно в химическом составе их покровов, что известно для некоторых насекомых, содержащих в эпикутикуле жирные кислоты, подавляющие прорастание конидий и рост мицелия энтомопатогенных грибов. Так или иначе это явление необходимо учитывать при планировании практического использования этих паразитов.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ЭНТОМОФТОРОВЫХ ГРИБОВ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИХ

Долгое время энтомофторовые грибы считали строгими паразитами, неспособными расти вне тела хозяина. Однако в дальнейшем исследователям удалось выделить из насекомых несколько видов грибов этого семейства и вырастить их более чем на 40 средах. Наилучший рост наблюдают на средах, богатых белком, например на свежем мясе, рыбе, желтке куриного яйца.

Грибы некоторых видов могут использовать неорганический азот, тогда как другие требуют только органического азота в виде сложных азотистых соединений, например аминокислот. Такие грибы медленно растут в культуре и через некоторое время утрачивают способность образовывать конидии.

В США получены культуры двух видов энтомофторовых грибов на среде, содержащей декстрозу, аспарагин и фосфорно-калиевую соль. К труднокультивируемым видам относятся *Entomophthora grylli* и *E. muscae*.

Некоторые авторы считают, что жир мух приводит к стимулирующему эффекту на рост молодого мицелия и на прорастание конидий *E. muscae*.

В Индии успешно культивировали этот гриб на среде из экстракта пшеничных зерен (3%), пептона (2%), дрожжевого экстракта (1%) и глицерина (1%) с агаром.

Большое практическое значение имеет сохранение жизнеспособности энтомофторовых грибов в условиях культуры.

В настоящее время установлено, что сухие покоящиеся споры, хранившиеся на агаре в течение полутора-двух лет, могут прорасти и хорошо расти на питательных средах. Поскольку частые пересевы способствуют сапротрофизации паразитных грибов, это приобретает особое значение в плане использования энтомофторовых грибов в биологической борьбе с вредными насекомыми.

В связи с биологическими особенностями энтомофторовых грибов (нестойкость тонкостенных конидий к высушиванию) трудно рассчитывать на возможность получения стабильных препаратов на основе одной конидиальной стадии. По-видимому, наиболее перспективным путем будет накопление покоящихся спор, обладающих, как уже указывалось, большой устойчивостью к неблагоприятным условиям. Препарат из покоящихся спор может быть внесен заблаговременно с расчетом на последующее прорастание спор в благоприятных условиях.

В целях накопления заразного начала в некоторых случаях в качестве субстрата для размножения грибов, плохо поддающихся культивированию на средах, используют живых насекомых. В этих целях применяют разные методы: здоровых особей собирают в природе и заражают в лаборатории; насекомых специально разводят и заражают в инсектариях; больных или мертвых особей собирают в полевых популяциях, подверженных естественной или искусственно вызванной эпизоотии.

В США размножали в массе гриб *Entomophthora aulicae* на гусеницах златогузки. В Канаде энтомофторовые грибы разводили на насекомых в садках для искусственного заражения ими яблонного клопа в садах.

Большое снижение численности многих насекомых, происходящее в результате эпизоотий энтомофтороза на больших площадях, имеет существенное значение в борьбе с массовым размножением вредных насекомых. Энтомологи и специалисты по защите растений рассматривают эпизоотии как эффективный и чрезвычайно значительный контролирующий фактор.

Высокая паразитическая активность энтомофторовых грибов давно вызывает повышенный интерес с точки зрения возможности использования их в качестве агента биологической борьбы с вредными насекомыми. Однако из многих опытов заражения мух, саранчи и других насекомых большинство оканчивались неудачей. Это объясняется отсутствием достаточных знаний биологии и экологии этих грибов, необходимых для создания

комплекса условий, обеспечивающих эффективное заражение насекомых.

Большой интерес представляет применение оригинального приема заражения насекомых в США. Спорующие культуры грибов *Entomophthora exitialis* и *E. coronata* в картонных парафинированных коробочках после инкубации были разосланы в разные районы и размещены на полях люцерны для борьбы с люцерновой тлей. Наилучшие результаты получены в районах Калифорнии, где эти грибы в естественных условиях не обнаружены.

В нашей стране изучению энтомофторовых грибов уделяется большое внимание. Ученые разрабатывают методы искусственного заражения тлей, комаров, а также клещей в условиях теплиц. В Закарпатье Э. Г. Ворониной поставлен опыт с поливом люцерны для повышения процента заражения энтомофторозом, что увеличивает заражение тлей вдвое.

Помимо прямого применения возбудителей энтомофтороза в биологической борьбе, большое значение может иметь использование данных о грибных эпизоотиях насекомых для уточнения прогнозов массового размножения вредителей. За рубежом проведено специальное исследование энтомофтороза сосновой совки в связи с прогнозом ее массового размножения. В настоящее время опыт составления таких прогнозов весьма незначителен, сделаны только первые шаги. Между тем правильно поставленный прогноз на снижение численности вредителей может снять запланированную химическую обработку, дать большую экономию средств и ограничить вред, причиняемый живой природе химическими препаратами.

Изучение энтомофторозов гороховой тли в Ленинградской области показывает, что гибель тлей от заболевания в осенний период, когда происходит яйцекладка, приводит к уменьшению зимующего запаса яиц и таким образом прямо влияет на снижение численности популяции в первые месяцы вегетации в следующем году. В связи с этим важно учитывать данные о микозах тлей в осенний период.

Несомненно, энтомофторовые грибы имеют большое практическое значение для человека, особенно в биологической борьбе с вредными насекомыми.

ПОРЯДОК ЗООПАГОВЫЕ (ZOOPAGALES)

Некоторые микологи включают эти грибы в порядок энтомофторовых, основываясь на отдельных чертах сходства их морфологии и биологии. Однако между энтомофторовыми и зоопаговыми грибами имеются весьма существенные различия.

Зоопаговые — облигатные паразиты, не встречающиеся в природе в сапротрофном состоянии.

ТРИХОМИЦЕТЫ

TRICHOMYCETES

Положение трихомицетов в системе других организмов недостаточно ясно, хотя они известны уже более ста лет и их интенсивно изучают. Высказывают даже мнение, что это вовсе не грибы, а водоросли, утратившие хлорофилл.

Трихомицеты обитают в кишечнике, в желудке или на анальных пластинках водных или наземных насекомых, ракообразных, многоножек, прикрепляясь с помощью особой клетки (рис. 54). Мицелий, отходящий от этой клетки, у большинства неветвящийся, имеет целлюлозные оболочки. Гифы сначала без перегородок, у некоторых так и остающиеся, а у других становящиеся многоклеточными. Иногда они достигают значительных размеров (до 1 см). Например, у одного вида краба из Северной Каролины из анального отверстия торчит пучок гиф, хорошо видимых невооруженным глазом.

При бесполом размножении внутри конечного сегмента или в ряде сегментов (спорангиев) гифы образуются или многоядерная макроконидия, способная к немедленному прорастанию, или одноядерная покоящаяся микроконидия. Эти конидии освобождаются из спорангиев через боковое отверстие в его оболочке. У некоторых представителей конидии могут двигаться, как амёбы.

У некоторых трихомицетов спор нет, а сам таллом распадается на членики-артроспоры, гомологичные спорангиям. У наиболее высокоорганизованных представителей бесполое размножение осуществляют конидии, снабженные длинными нитевидными придатками.

При половом процессе или сливаются два протопласта, обособившиеся в нити, или в сегменте нити сливаются два ядра, либо сливаются соседние клетки нитей или противоположащие клетки параллельно расположенных нитей. В результате полового процесса образуется толстостенная покоящаяся зигота.

Неясно не только систематическое положение трихомицетов, но и некоторые черты биологии этих своеобразных организмов. Возможно, что многие из них вовсе не паразиты, а облигатные комменсалы, получающие питание из окружающей их среды в кишечнике или желудке того животного, к которому они прикрепилась. Однако у более развитых трихомицетов, обитающих в определенных отделах кишечника двукрылых на-

секомых, установлена специализация, то есть приуроченность к определенному хозяину и участку пищеварительного тракта.

Исследования представителей этой группы осложняются тем, что до настоящего времени удавалось культивировать в лабораторных условиях только немногие виды.

Главнейшие порядки трихомицетов следующие: *амоебидиевые* (Amoebidiales), *эжкриновые* (Eccriniales), *гарпелловые* (Harpellales).

ПОРЯДОК АМОЕБИДИЕВЫЕ (AMOEBIDIALES)

Это наиболее примитивные представители трихомицетов, имеющие неветвящийся многоядерный таллом без перегородок, который прикрепляется

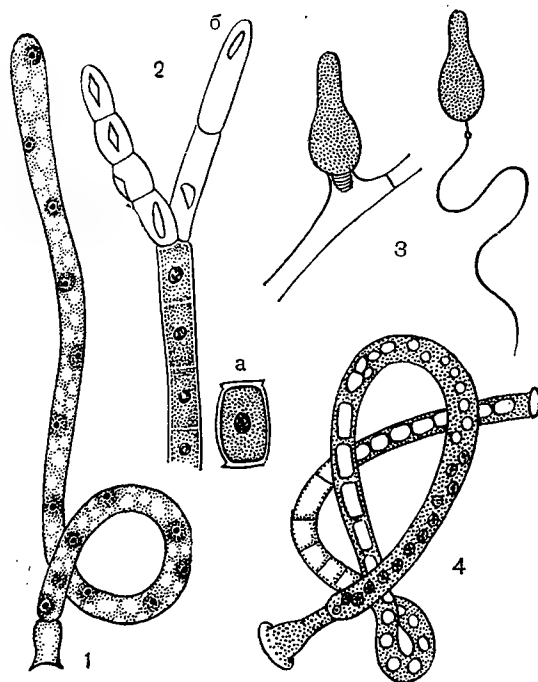


Рис. 54. Трихомицеты: 1 — таллом (общий вид); 2 — ацеллария (Acellaria); а — спорангиоспора, б — верхушка таллома с пустыми спорангиями; 3 — спартиелла (Spartella), конидии с придатками до и после отделения от конидиеносца; 4 — энтеробриус элегантный (Enterobryus elegans), общий вид таллома.

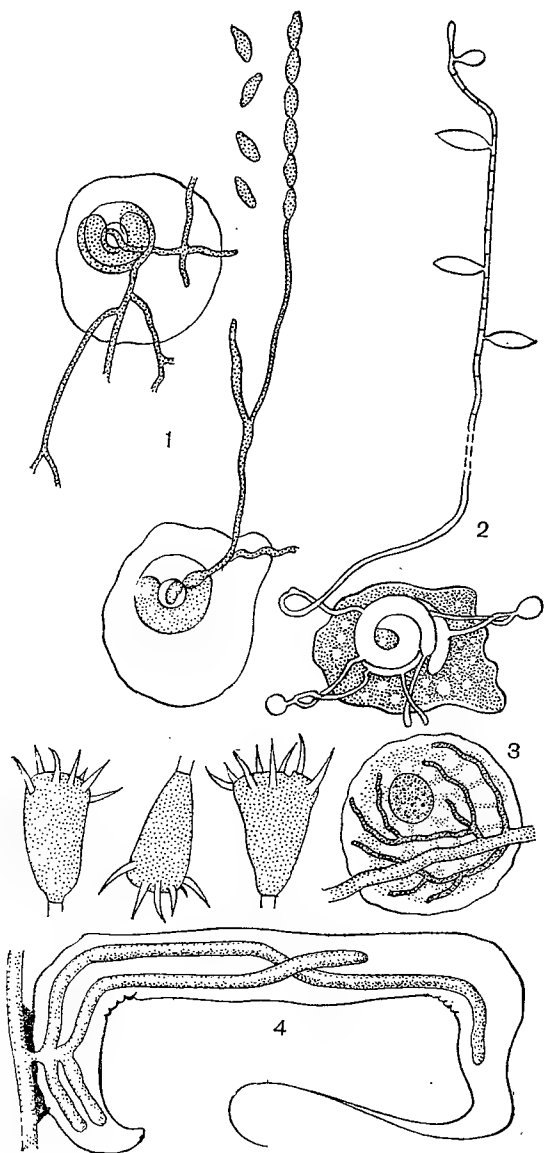


Рис. 53. Зоопаговые (Zoopagales): 1 — кохлонема (Cochlonema); 2 — эндокохлус (Endocochlus); 3 — акаулопаге (Acaulopage), талломы в амёбах и конидии; 4 — стилопаге (Stylopage), нити, внедрившиеся в нематоду.

Некоторые из них (эктопаразиты) паразитируют на живущих в воде или почве амёбах, проникая в них своими гаусториями; другие (эндопаразиты) активно захватывают нематод, личинок насекомых и т. п., пронизывая все тело жертвы мицелием.

Мицелий зоопаговых состоит из тонких (редко толще 2 мкм) многоядерных гиф, сначала не имеющих перегородок, затем, у большинства, с перегородками. Поверхность гиф клейкая. При контакте с животным-хозяином гифа выделяет клейкую жидкость в еще больших количествах, гифа крепко приклеивается к жертве, а затем мицелий или гаустории гриба проникают в нее. Строение гаусторий различно и представляет собой один из существенных диагностических признаков.

Бесполое размножение происходит при посредстве округлых или веретеновидных конидий, которые образуются или сбоку, или на вершине гифы, иногда часто в длинных цепочках. Гифы, на которых сидят конидии, выходят из субстрата (животное-хозяин) — это воздушные гифы (рис. 53). Конидии зоопаговых, в отличие от конидий энтомофторовых грибов, активно не отбрасываются.

У некоторых грибов, например из рода *цистопаге* (Cystopage), конидий нет. В гифах их мицелия образуются интеркалярно геммы (покоящиеся споры неправильной формы).

Половое размножение представляет собой или слияние двух одинаковых соседних клеток гифы и образование зиготы в одной из них (как у базидиоболуса из энтомофторовых грибов), или слияние равных клеток двух соседних гиф и образование зиготы в перемычке между ними или в выросте из нее. Как происходит прорастание зиготы, неизвестно.

На амёбах паразитируют грибы родов *акаулопаге* (Acaulopage), *эндокохлус* (Endocochlus, рис. 53), *бделлоспора* (Bdellospora), на нематодах — *стилопаге* (Stylopage, рис. 53), *зоопаге* (Zoopage) и др.

Обильными источниками зоопаговых могут быть почва, листовая перегной, навоз и т. п.

Наиболее распространенный и известный вид, выделенный из этих субстратов, — *Stylopage hadra* — облигатный хищник с очень нежным клейким мицелием, без перегородок и с одноклеточными конидиями. Мицелий этого гриба можно привести в состояние повышенной активности, прикасаясь к какому-то его участку микроиглой. Возникшее при этом возбуждение легко передается в обе стороны от точки стимуляции, и наблюдается сильное выделение клейкого вещества. Такой же «механизм» срабатывает при соприкосновении с телом нематоды.

Другой паразит, часто встречающийся на нематодах, — *Euryancale sacciospora* — поражает их при помощи клейких конидий.

или на поверхности хитиновых покровов насекомых и ракообразных, или к их кишечному тракту. Бесполое размножение совершается веретеновидными или серповидными одноядерными спорами, а также амебоидными клетками, которые могут сливаться друг с другом. Зигота после периода покоя превращается в спорангий.

ПОРЯДОК ЭККРИНОВЫЕ (ECCRINALES)

У эккриновых, обитающих в пищеварительном тракте насекомых, многоножек и ракообразных, таллом или такой же, как у членов предыдущего порядка, или ветвящийся и септированный. Спорангии образуются на вершине таллома друг за другом. В них развиваются или цилиндрические многоядерные споры, сейчас же прорастающие, или округлые одноядерные покоящиеся споры. Они покидают спорангий через отверстие, образуемое сбоку (рис. 54). Спорангии некоторых видов не образуют спор, а прорастают нитями таллома. Один из распространенных представителей — *ацеллярия* (*Acellaria*) — может размножаться также артроспорами. При половом процессе у *энтеробриуса* (*En-*

terobryus) сливаются ядра внутри нити, а у некоторых представителей — одноядерные клетки в нити.

ПОРЯДОК ГАРПЕЛЛОВЫЕ (HARPELLALES)

Представители грибов этого порядка поселяются в пищеварительном тракте насекомых, в частности двукрылых. Они имеют талломы из простых или ветвящихся септированных нитей. При бесполом размножении по бокам таллома образуются булабовидные или цилиндрические конидии, снабженные длинными нитевидными придатками. Сначала придатки бывают закрученные, а при созревании конидий они распрямляются, и тогда их длина в 3—6 раз превышает длину самих конидий. Вероятно, эти придатки помогают «захватывать» соответствующее животное (рис. 54).

При половом размножении сливаются или две соседние клетки нити, или клетки параллельно расположенных нитей. По-видимому, порядок гарпелловых объединяет наиболее продвинутые в эволюции формы.

В качестве наиболее известных и характерных представителей трихомицетов можно назвать уже упоминавшиеся ацеллярию, энтеробриус, а также *спартиеллу* (*Spartiella*, рис. 54).

КЛАСС

АСКОМИЦЕТЫ ASCOMYCETES

Сумчатые грибы, или аскомицеты, — один из крупнейших классов грибов. В нем более 30 000 видов, что составляет около 30% всех известных видов грибов. Входящие в этот класс грибы чрезвычайно разнообразны по строению. Сюда относятся, например, дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, и виды с плодовыми телами различной формы и размеров, от микроскопических до крупных, высотой иногда 10—20 см (сморчки, строчки). Но все эти многообразные формы связаны общим происхождением и имеют ряд общих черт, на основании которых они объединяются в этот класс.

Основной признак аскомицетов — образование в результате полового процесса с у м о к, или а с к о в, — одноклеточных структур, содержащих фиксированное число аскоспор, обычно 8 (рис. 55). Сумки образуются или непосредственно из зиготы (у низших аскомицетов), или на развивающихся из зиготы аскогенных гифах. В сумке происходит слияние ядер зиготы, а затем мейотическое деление диплоидного ядра и образование гаплоидных аскоспор. У высших аскомицетов сумка представляет не только место образования аскоспор, но и активно участвует в их распространении.

Вегетативное тело аскомицетов — разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из многоядерных или одноядерных клеток. В отличие от зигомицетов перегородки (септы) в мицелии аскомицетов образуются упорядоченно, синхронно с делением ядер. Развитие септ происходит от стенок гифы к центру, напоминая сужение диафрагмы в объективе фотоаппарата. В центре септы остается пора (рис. 56), через которую происходит движение цитоплазмы со скоростью от 1—2 до 25—40 см/ч. Некоторые органеллы клетки, даже ядра, могут мигрировать через поры. Наличие пор в септах играет существенную роль в переносе питательных веществ по гифам в зону роста.

У некоторых аскомицетов мицелий может распадаться на отдельные клетки или почковаться. У дрожжей (порядок Endomycetales) настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными почкующимися, реже делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий. Дрожжеподобный рост наблюдается и у некоторых мицелиальных аскомицетов, например у

грибов-дерматофитов (порядок онигеновые), у тафринаковых и некоторых видов из рода цератоцистис (порядок микроасковые).

Высокоспециализированные экзопаразиты насекомых из порядка лабульбениевых (*Laboulbeniales*) не имеют мицелия, а их тело (рецептакл) состоит из настоящей ткани.

В состав клеточных стенок аскомицетов, как и у хитридиомицетов и зигомицетов, входит хитин, но его содержание у грибов этого класса составляет не более 20—25% полисахаридов клеточной стенки (для сравнения: у некоторых хитридиомицетов — до 60%, у зигомицетов — до 37—40%). У некоторых дрожжей (род *Schizosaccharomyces*) хитин не обнаружен. Большую часть полисахаридов клеточной стенки аскомицетов (80—90%) составляют глюканы — полимеры D-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами. У дрожжей, кроме глюканов, обнаружены маннаны — полимеры маннозы. Целлюлоза у аскомицетов не обнаружена, за исключением видов из рода *Ophiostoma*.

В цикле развития аскомицетов наряду с сумчатой стадией, развивающейся в результате полового процесса и представляющей тело м о р ф у, большую роль играет стадия бесполого размножения, или а н а м о р ф а. Споры бесполого размножения (конидии) образуются на гаплоидном мицелии на конидиеносцах различного строения. Морфология конидиальных спороношений аскомицетов очень разнообразна. Конидиеносцы образуются одиночно на мицелии, соединяются в пучки (к о р е м и и) или подушечки (с п о р о д о х и и), развиваются плотным слоем на поверхности сплетения гиф (ложа) или внутри шаровидных либо грушевидных споровместилищ с отверстием на вершине (п и к н и д ы). Типы конидиальных спороношений и различные способы образования конидий подробно описаны в главе о дейтеромицетах, или несовершенных грибах (с. 364).

Конидиальные спороношения развиваются в период вегетаций грибов и служат для их массового расселения. У аскомицетов, паразитирующих на растениях, они обычно образуются на живом объекте, а сумчатые спороношения, за немногими исключениями, — после отмирания расте-

ния или его частей, в конце периода вегетации или после перезимовки.

У некоторых аскомицетов конидиальное спороношение неизвестно, у других оно преобладает в цикле развития. В отдельных группах этого класса наблюдается редукция полового процесса и сумчатая стадия образуется редко. Иногда ее трудно обнаружить в природе и получить в искусственной культуре грибов. Поэтому многие аскомицеты как в природе, так и в коллекциях культур мы чаще встречаем в их конидиальной ста-

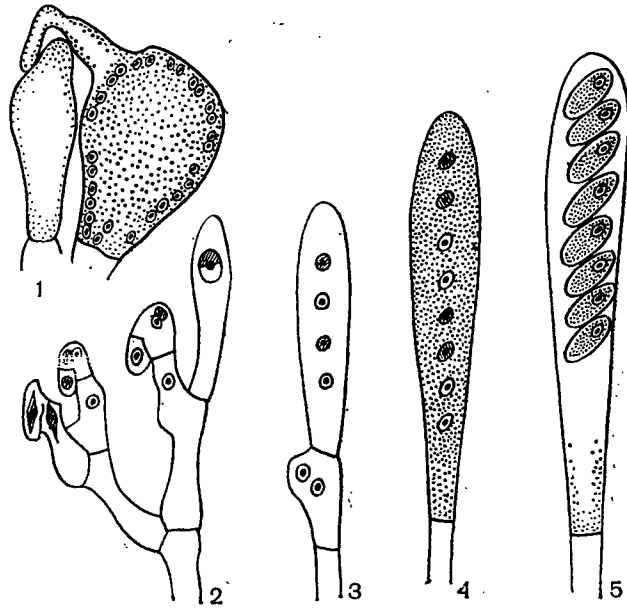


Рис. 55. Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов: 1 — аскогон с трихогиной; 2 — развитие сумок по способу крючка; 3 — молодая сумка после мейоза; 4 — молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами; 5 — зрелая сумка с аскоспорами.

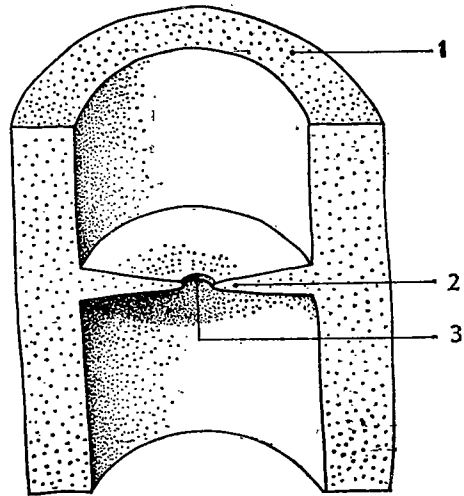


Рис. 56. Септа (перегородка) в мицелии аскомицета: 1 — наружная стенка гифы; 2 — септа; 3 — поры.

дии. Это отражается и на их названиях. Конидиальные стадии многих аскомицетов имеют самостоятельные видовые наименования, и в литературе мы чаще встречаем их именно под этими названиями, а не под названиями сумчатых стадий. Например, широко используемый в генетических исследованиях аскомицет *Emicella nidulans* более известен как *Aspergillus nidulans*. Распространенный в почве и на различных целлюлозо-содержащих субстратах аскомицет *Нуростега rufa* обычно называют *Trichoderma viride* по его конидиальной стадии. Особенно распространено это для фитопатогенных аскомицетов: название *Fusarium solani* вместо *Nectria haematococca*, *Helminthosporium sativum* вместо *Cochliobolus sativus* и т. д. В Международном кодексе ботанической номенклатуры, который регулирует употребление названий растений, содержится даже специальный пункт, разрешающий использовать наряду с основным видовым названием аскомицета (по его сумчатой стадии) название его конидиальной стадии в тех случаях, когда речь идет именно об этой стадии гриба. Самостоятельные видовые названия допускаются и для анаморфных стадий базидиальных грибов.

Для большого числа грибов, встречающихся в природе в гаплоидной конидиальной стадии, половые стадии неизвестны. Такие грибы относятся к классу дейтеромицетов, или несовершенных грибов.

Половой процесс, типичный для аскомицетов, — гаметаангиогамия, т. е. слияние двух гаметаангиев — специализированных клеток, не дифференцированных на гаметы.

У низших аскомицетов (подкласс голосумчатые) половой процесс сходен с зигогамией у зигогамических. Гаметаангии разного пола морфологически сходны или малоразличимы и представляют выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу происходит кариогамия и сумка развивается непосредственно из зиготы. Однако, в отличие от зигомицетов, в многоядерных гаметаангиях сливаются только два ядра (нет множественной кариогамии), зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. В цикле развития низших аскомицетов, следовательно, есть только гаплоидная и диплоидная стадии (рис. 57).

Для высших аскомицетов (подклассы эуаскомицеты и локулоаскомицеты) характерны дифференциация и усложнение строения гаметаангиев. Образуются одноклеточный антеридий и аскогон, обычно с трихогиной. При оплодотворении содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. После плазмогамии гаплоидные ядра разного пола не сливаются сразу, а объединяются попарно, образуя дикарионы. Из аскогона вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Аскогенные гифы ветвятся и разделяются на двухядерные клетки. На концах аскогенных гиф развиваются сумки (см.

рис. 55). Конечная клетка аскогенной гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся. Пара ядер разного пола остается в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, а другое — в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и может происходить повторное образование крючка. Средняя двухядерная клетка крючка развивается в сумку. Она увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится редукционно, за мейозом следует еще одно, митотическое деление, и вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры.

По способу образования аскоспоры аскомицетов отличаются от спорангиоспор зародышевого спорангия зигомицетов. Первые образуются по способу так называемого «свободного образования клеток» — часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается оболочкой; при образовании спорангиоспор происходит раскалывание цитоплазмы спорангия. Аскоспоры в сумке окружены не использованной на их формирование цитоплазмой — э п и п л а з м о й. К моменту созревания аскоспор в эпиплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке возрастает (у некоторых видов до 10—13 атм, по Ц. И н г о л ь д, 1959) и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от десятых долей миллиметра до нескольких десятков сантиметров.

Образование аскогенных гиф увеличивает число сумок, а следовательно, и аскоспор, развивающихся из одного аскогона. Образование сумок по способу крючка, с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторным образованием крючков обеспечивает расположение сумок пучком или снопом, что очень важно при активном освобождении аскоспор.

У некоторых аскомицетов (например, из порядка эуроциевых) сумки образуются на аскогенных гифах иными способами — цепочками по ходу аскогенных гиф, из их конечных клеток или боковых выростов.

В цикле развития высших аскомицетов чередуются, таким образом, три стадии: длительная — га п л о и д н а я, в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная — д и к а р и о н т и ч е с к а я (аскогенные гифы) и очень короткая — д и п л о и д н а я (молодая сумка с диплоидным ядром).

Для многих аскомицетов характерна морфологическая редукция полового процесса. У некоторых представителей этого класса антеридии отсутствуют или не функционируют. В этом случае их функции могут выполнять конидии вегетативные гифы, а часто мелкие специализированные клет-

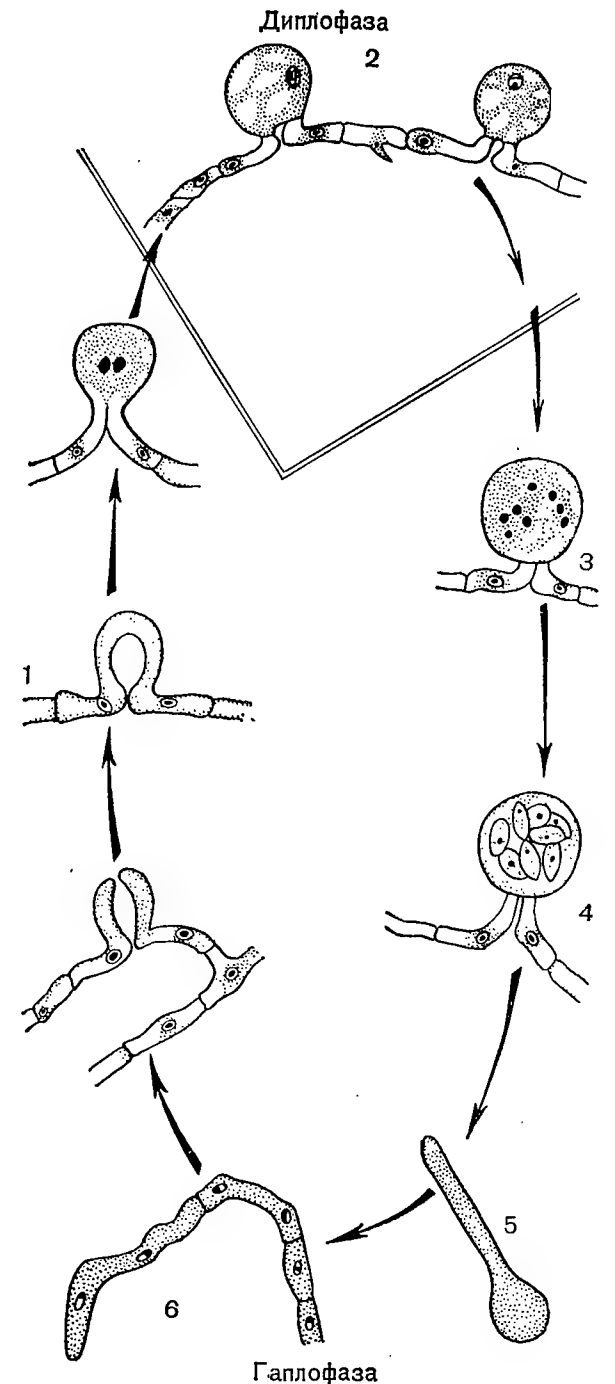


Рис. 57. Цикл развития гемiasкомицетов на примере эремаскуса фертильного (*Eremascus fertilis*): 1 — слияние гаметаангиев; 2 — зигота; 3 — молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами; 4 — зрелая сумка с восемью аскоспорами; 5 — прорастающая аскоспора; 6 — гаплоидный мицелий.

ки, называемые спермациями. Спермации нередко образуются на другой особи, на значительном расстоянии от аскогона и переносятся на трихогину токами воздуха, дождем, насекомыми. Трихогина некоторых аскомицетов хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместного типа (*Ascobolus stercorarius*, *Podospora anserina*, виды *Neurospora*). Сперматизация обнаружена в разных группах аскомицетов, например у некоторых гелопиевых, видов из родов *Ascobolus* и *Gelasinospora*, в порядке лабульбениевых и у других.

В том случае, когда отсутствуют оба гаметагния, образование дикариона происходит в результате слияния клеток обычных вегетативных гиф одного или двух совместимых мицелиев — соматогамии (например, у *Sclerotinia sclerotiorum*).

Среди аскомицетов есть гомоталлические и гетероталлические виды, причем гетероталлизм здесь всегда биоплярный (двухаллельного типа).

В сумке аскомицетов обычно образуется 8 аскоспор. Однако наблюдаются многочисленные отклонения от этого: например, происходит образование только 4 гаплоидных ядер и соответственно 4 аскоспор (у *Endomycetes magnusii*) или часть образовавшихся ядер дегенерирует и число аскоспор за счет этого сокращается (у *Verpa bohemica*). Образование большего числа аскоспор происходит или при большем числе делений ядра (например, у *Podospora* — 7 делений ядра и соответственно, 128 аскоспор в сумке), или в результате почкования аскоспор в сумке (например, у тафриновых), или их распада на клетки (у некоторых гипокрейнных).

Форма аскоспор очень разнообразна — от шаровидных или эллипсоидальных до нитевидных (*Rhytisma*, *Claviceps*). Аскоспоры могут быть одноклеточными или иметь поперечные перегородки, реже — поперечные и продольные перегородки (муральные споры).

У некоторых аскомицетов аскоспоры имеют разнообразные придатки, играющие роль в их распространении, например слизистые придатки аскоспор копрофильных грибов из рода *Podospora* или аскоспор сапрофитных морских аскомицетов *Ceriosporiopsis halima*, *Remisporea maritima* и др.

По строению оболочки и функциям сумки аскомицетов делят на две большие группы — прототуникатные и эутуникатные. Прототуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, освобождая аскоспоры пассивно. Такая сумка служит только местом формирования спор, но не участвует активно в их распространении. Эутуникатные сумки характеризуются более плотными оболочками, часто со специальными приспособлениями для вскрытия сумки. Они активно участвуют в распространении аскоспор (активное выбрасывание спор из сумки). По строению обо-

лочки эутуникатные сумки могут быть двух типов: унитуникатные и битуникатные. У унитуникатных сумок оболочка относительно тонкая и выглядит однослойной, на вершине сумок имеется обычно апикальный аппарат различного строения, служащий для их вскрывания. Битуникатные сумки имеют ясно выраженную двухслойную оболочку, состоящую из жесткого наружного и эластичного внутреннего слоев. При созревании аскоспор наружный слой оболочки разрушается, начиная с вершины; внутренний слой под действием повышенного тургорного давления растягивается, и происходит активное выбрасывание аскоспор.

Форма сумок округлая или овальная (у гемискомицетов и аскомицетов с замкнутыми плодовыми телами) или цилиндрическая (у аскомицетов с активным выбрасыванием аскоспор).

У низших аскомицетов сумки образуются непосредственно на мицелии, а у высших — в специальныхместилищах, так называемых плодовых телах (аскокарпах, или аскомах, рис. 72). Различают следующие типы плодовых тел: клейстотеций, перитеций (полужамкнутое плодовое тело), кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине) и апотеций (открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен слой сумок и парафиз). Клейстотеций, перитеций и апотеций — настоящие плодовые тела, развитие которых происходит по аскогигиениальному типу — образование их оболочки (перидия) происходит одновременно с развитием аскогенных гиф и сумок.

Настоящие плодовые тела могут развиваться как непосредственно на мицелии, так и на стромах — плотных сплетениях гиф различной формы, размера и консистенции. Однако они всегда имеют собственный перидий, заметный хотя бы на ранних стадиях развития плодового тела.

Кроме настоящих плодовых тел, аскомицеты образуют аскостромы, развитие которых происходит по асколокулярному типу. Сначала складывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогоны и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и образующиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхиму стромы, освобождая в ней полость — локулу. Каждая локула содержит одну или несколько сумок. Ткань стромы над локулой разрушается и образуется отверстие, через которое освобождаются аскоспоры. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеций, но отличаются от них отсутствием собственного перидия — их оболочкой служит плектенхима стромы.

На основании отсутствия или наличия плодовых тел и способов их образования класс аскомицетов делят на 4 подкласса:

Подкласс Голосумчатые, или Гемискомицеты (*Hemiascomycetidae*). Плодовые тела отсутствуют.

Сумки образуются непосредственно на мицелии, прототуникатные.

Подкласс Эуаскомицеты (*Euascomycetidae*). Сумки образуются в клейстотециях, перитециях или апотециях, прототуникатные или унитуникатные.

Подкласс Локулоаскомицеты (*Loculoascomycetidae*). Сумки образуются в аскостромах, битуникатные.

Подкласс Лабульбениомицеты (*Laboulbeniomycetidae*). Вегетативное тело тканевого строения. Половой процесс — сперматизация. Сумки прототуникатные, образуются в перитециях.

Аскомицеты широко распространены в природе во всех географических областях, на всех доступных для грибов субстратах. Они обитают как сапротрофы в почве, в лесной подстилке, на разнообразных растительных субстратах (древесина, отмершие растения и т. п.). Некоторые группы аскомицетов заняли своеобразные экологические ниши, недоступные для других грибов. Например, кератинофильные грибы, развивающиеся на различных субстратах животного происхождения, содержащих кератин. Некоторые

ПОДКЛАСС ГОЛОСУМЧАТЫЕ, ИЛИ ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ (HEMIASCOMYCETIDAE)

К небольшому подклассу голосумчатых грибов относятся примитивные аскомицеты, у которых отсутствуют плодовые тела и сумки развиваются одиночно или слоем непосредственно на мицелии.

Подкласс включает 3 порядка. Для порядка *эндомицетовых* (*Endomycetales*) характерно образование на мицелии одиночных сумок, развивающихся из зиготы без участия аскогенных гиф. У многих эндомицетовых грибов настоящий мицелий отсутствует, клетки размножаются почкованием или (значительно реже) делением. В этом случае сумки представляют одиночные клетки. К эндомицетовым относятся как типичные гаплобионты (семейства *Dipodascaceae*, *Endomycetaceae*, часть грибов семейств *Saccharomycetaceae* и *Spermophthoraceae*), так и виды с продолжительной диплоидной стадией (например, *Saccharomycetes cerevisiae*, *Spermophthora gossypii* — гапло-диплобионты) и некоторые грибы с доминирующей диплоидной стадией в цикле развития — диплобионты (например, *Saccharomycodes*).

Порядок *тафриновых* (*Taphrinales*) формально относится к гемискомицетам, так как его представители образуют сумки не в плодовых телах, а на мицелии, плотным слоем под кутикулой растения-хозяина. Однако тафриновые существенно отличаются от остальных гемискомицетов тем, что в их цикле развития преобладает дикарионическая фаза. Более того, сумки у тафриновых не прототуникатные, как у остальных гемискоми-

аскомицеты обитают в морях или пресных водоемах на погруженной в воду древесине. Сапротрофные аскомицеты активно участвуют в минерализации органических веществ в природе, особенно в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу. Многие сапротрофные аскомицеты вызывают плесневение и порчу разнообразных материалов и изделий, а также пищевых продуктов.

Многочисленные аскомицеты паразитируют на различных организмах — на растениях (грибах, водорослях, лишайниках и высших), а также на животных и человеке, нередко вызывают серьезные заболевания.

Многие представители этого класса имеют большое экономическое значение как продуценты антибиотиков, алкалоидов, ростовых веществ (гиббереллинов), витаминов (рибофлавина и др.), ферментов, кормового белка, а также как возбудители спиртового брожения. Наконец, многие аскомицеты широко используются сейчас в качестве объектов генетических и биохимических исследований.

цетов, а эутуникатные, с открывающейся крышечкой. Поэтому некоторые микологи, например Э. Гойман (1964), Э. Мюллер (1971), относят этот порядок к эуаскомицетам. Возможно, у тафриновых плодовые тела утрачены в результате их приспособления к паразитизму.

Кроме двух указанных порядков, к гемискомицетам относят порядок *протомицетовых* (*Proto-mycetales*), положение которого в системе не ясно. Предполагают, что эта группа происходит от общих с аскомицетами предков, но представляет боковую слепую эволюционную ветвь.

ПОРЯДОК ЭНДОМИЦЕТОВЫЕ (ENDOMYCETALES)

Большинство представителей эндомицетовых грибов развивается как сапротрофы на поверхности плодов и вегетативных частей растений, в истечениях деревьев, в нектаре цветков, широко распространены в почвах. Некоторые грибы встречаются в ассоциации с насекомыми. Паразитов в этой группе немного (например, *Spermophthora gossypii*, паразитирующий в коробочках хлопчатника. *Endomycetes decipiens* — паразит на пластинках некоторых агариковых). Большое практическое значение имеют дрожжи — возбудители спиртового брожения, а также продуценты некоторых витаминов (например, *Ere-*

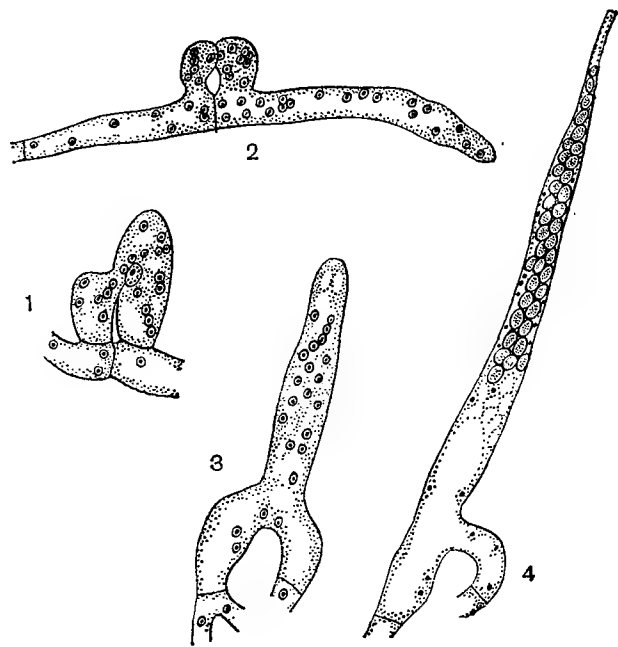


Рис. 58. Диподаскус беловатый (*Dipodascus albidus*): 1, 2 — слияние гаметангиев; 3 — молодая сумка с гаплоидными ядрами; 4 — зрелая сумка с многочисленными аскоспорами.

mothecium ashbyi — продуцент рибофлавина, образующий до 6 г этого витамина на 1 л культуры).

У представителей небольшого по объему семейства *диподасковых* (*Dipodascaceae*) на естественных субстратах и в культуре на питательных средах образуется хорошо развитый, ветвящийся мицелий, а на нем — цилиндрические многоспоровые сумки.

Виды этого семейства обитают в слизистых истечениях растений, на древесине, в почве, в ассоциациях с насекомыми, с кольчатыми червями и не имеют практического значения. Но эта группа представляет большой теоретический интерес как возможное связующее звено между аскомицетами и их гипотетическими предками, близкими к современным зигомицетам. Наиболее детально в этом плане изучен род *диподаскус* (*Dipodascus*).

Диподаскус беловатый (*Dipodascus albidus*) был найден в 1892 г. Г. Лагергеймом в слизистых истечениях растения из семейства бромелиевых. Позднее этот вид был обнаружен в различных частях Европы, Азии и Америки в экскудатах на пнях различных деревьев (березы, граба, бука и др.). Хорошо развитый мицелий этого гриба состоит из крупных (до 100 мкм длиной) многоядерных клеток. На нем сначала развивается бесполое спороношение — многоядерные артроспоры в цепочках, а затем многоядерные гаметангии, различающиеся по размеру. Сливаясь, они образуют зиготу, сразу же разви-

вающуюся в удлиненную, суженную на вершине сумку (рис. 58).

Освобождение аскоспор происходит пассивно. Они окружены слизистой оберткой, при ее набухании сумка растягивается и разрывается на вершине. Аскоспоры выходят из сумки и собираются на ее вершине в шарик, склеенный слизью. Они прорастают через 24—36 ч в капле воды или на подходящем субстрате.

У двух других видов — *диподаскуса* *однойдерного* (*D. uninucleatus*), обнаруженного в Канаде и США на куколках фруктовой дрозофилы, и *диподаскуса* *собранного* (*D. aggregatus*), встречающегося в Европе и Северной Америке в личиночных галереях короедов, мицелий состоит из однойдерных клеток. Гаметангии также однойдерные.

Таким образом, развитие спор полового размножения у диподасковых имеет большое сходство с наблюдаемым у зигомицетов. Как и у зигомицетов, здесь может происходить слияние многоядерных гаметангиев (*D. albidus*), сменяющихся в процессе эволюции однойдерными (*D. uninucleatus*). Однако при слиянии многоядерных гаметангиев диподасковых не происходит множественной кариогамии (слияние ядер), а сливаются только два ядра. Здесь следует отметить, что уже у некоторых зигомицетов (род *Endogone*) при гаметангиогамии сливаются только два ядра, а остальные ядра многоядерных гаметангиев дегенерируют. Сумка аскомицетов гомологична зародышевому спорангию зигомицетов, у диподасковых же их сходство увеличивается еще и тем, что количество аскоспор в сумке может достигать нескольких десятков и не фиксировано строго, как у остальных аскомицетов.

Однако у диподасковых есть и существенные отличия от зигомицетов. Зигота перед прорастанием не переходит в состояние покоя, а сразу превращается в сумку. Образование аскоспор происходит по способу, типичному для аскомицетов («свободное образование клеток»).

Переходный характер семейства диподасковых в известной мере подтверждается результатами биохимических исследований, в частности изучением первичных структур ДНК.

Собранный диподаскус образует интересную в биологическом отношении ассоциацию с некоторыми короедами (Л. Р. Батра, 1959). Запах гриба привлекает жуков, а клейкая обертка аскоспор обеспечивает их перенос жуками. Этот вид обнаружен как в личиночных ходах короедов, так и в почве (под пораженными короедами деревьями), куда его споры вымываются дождем. Предполагают, что зимующей стадией гриба являются аскоспоры, которые сохраняют жизнеспособность в почве более 15 месяцев.

В семействе эндомицетовых (*Endomycetaceae*), в отличие от предыдущего, число спор в сумке строго фиксировано и равно восьми или меньше.

Среди этой группы преобладают сапротрофы на богатых сахаром субстратах, отдельные виды паразитируют на грибах и животных. Некоторые эндомицетовые грибы используют в странах Азии и Африки для брожения, но в целом группа не имеет практического значения.

Мицелий у представителей этого семейства может состоять из хорошо развитых гиф (род *Eremascus*), частично распадаться на артроспоры (род *Endomycetes*) либо почковаться (род *Endomycopsis*).

У грибов рода *эремаскус* (*Eremascus*) гаметангиогамия сходна с таковой у диподасковых. Гаметангии представляют отростки клеток мицелия, содержащие по одному ядру, они сливаются, зигота отделяется перегородками от оснований гаметангиев и превращается в восьмиспоровую сумку. У *эндомицеса* *Магнуса* (*Endomycetes magnusii*), обитающего в соке деревьев, образование сумок в типе такое же, но гаметангиогамия гетерогамная. Некоторые эндомицетовые образуют сумки апомиктически, например *E. decipiens*, паразитирующий на пластинках осеннего оленка, или *эндомикопсис* *весенний* (*Endomycopsis vernalis*), часто встречающийся в соке березы, а также в почве и образующий в культуре большое число дрожжеподобных клеток.

Endomycetes geotrichum, встречающийся часто в почве и на различных органических субстратах, образует обильные артроспоры (бесполое спороношение — *Geotrichum candidum*), гомоталлическо самостерилилен. Его сумки содержат по одной аскоспоре. Этот гриб может поражать плоды различных растений, например вызывать гниль плодов цитрусовых и томатов. Его мицелий интенсивно развивается в ткани плодов и через 5 дней образует обильные артроспоры, а иногда и сумки с аскоспорами.

У распространенного в Китае *эндомицеса* *Линднера* (*Endomycetes lindneri*), сбрасывающего сахарозу и многие моносахариды, зигота не всегда образует сумку сразу, а иногда дает короткую, даже ветвящуюся гифу, на которой образуются сумки. Гифа напоминает по функции аскогенные гифы высших аскомицетов, но, в отличие от них, содержит диплоидные ядра, а не дикарионы.

Увеличение числа сумок, образующихся из одной зиготы, может происходить у эндомицетовых и другим путем. У *мириогониума* *одонтиевого* (*Muriogonium odontiae*), паразитирующего на плодовых телах базидиомицета *одонтия* (*Odonatia*) впервые у аскомицетов встречается образование сумки по способу крючка.

Таким образом, семейство эндомицетовых представляет переходную группу от диподасковых к высшим аскомицетам (образование сумки по способу крючка, примитивной аскогенной гифы), с одной стороны, и к своеобразной группе грибов, вегетативное тело которых состоит из одиночных клеток (сумчатым дрожжам), с другой стороны.

СЕМЕЙСТВО САХАРОМИЦЕТОВЫЕ (SACCCHAROMYCETACEAE)

Представители семейства сахаромикетовых не образуют типичного мицелия, их вегетативные клетки почкуются или делятся. Такие организмы выделяют в особую группу дрожжей.

Дрожжами называют грибы, которые существуют на протяжении всего или большей части жизненного цикла в виде отдельных одиночных клеток. Дрожжи обладают всеми основными свойствами и признаками грибных организмов, являясь органотрофными эукариотами с абсорбционным типом питания, но одноклеточное их строение влечет за собой ряд последствий. Одноклеточные организмы имеют более высокую скорость обмена веществ (в расчете на единицу массы), чем мицелиальные грибы, благодаря большому значению отношения площади поверхности к объему.

Дрожжи растут и размножаются с большой скоростью, вызывая при этом существенные изменения в окружающей среде. Наиболее известный для дрожжей процесс спиртового брожения был причиной широкого практического использования дрожжей с давних времен. Именно это их свойство привело к тому, что дрожжи исторически всегда рассматривают отдельно от других грибов. Автономность группы дрожжей в научном отношении поддерживается также тем, что методы их изучения более сходны с бактериологическими, чем микологическими. Однако дрожжи сохраняют до сих пор самостоятельность среди других грибов скорее лишь по традиции, чем по общепризнанному принципу. Постоянное обнаружение все большего числа новых переходных и промежуточных форм среди мицелиальных грибов и дрожжей делает все более трудным и условным проведение границ между теми и другими.

Филогенетические связи обнаруживаются у дрожжей как с сумчатыми (аскомицетами), так и с базидиальными грибами. Подразделение дрожжей на группы, размещающиеся в разных классах грибов (аскомицеты или базидиомицеты), опирается главным образом на способ их полового размножения. Дрожжи, у которых половой цикл не обнаружен, временно относят к классу несовершенных грибов, или дейтеромицетов.

Таким образом, термин «дрожжи» не имеет номенклатурной ценности и не признан в ботанической таксономии. Термины, которыми обозначают дрожжи в разных языках, так или иначе связаны с явлениями или процессами, сопровождающими брожение. Французское *levure* происходит от латинского *levare*, означающего подъем, т.е. вспенивание жидкости при брожении за счет выделения углекислого газа. Немецкое *Hefe* имеет в основе глагол *heben* — поднимать, а английское *yeast* и родственное голланд-

ское *gist* присходят от греческого *zestos* — кипение, пена. В русском языке термин «дрожжи» имеет корень, общий со словами «дрожь», «дрожать», которые применимы в описании вспенивающейся бродящей жидкости.

Общность происхождения терминов, отражающих функции дрожжевых организмов и процессы брожения, свидетельствует о том, что человек издавна связывал их между собой. По-видимому, бродильные процессы были первыми на пути использования человеком деятельности микроскопических существ. Можно считать, что дрожжи — это самые древние из культивируемых человеком микроорганизмов.

Применение дрожжей для приготовления алкогольных напитков из соков фруктов и ягод, из зерен злаков (после их осахаривания) уходит корнями в доисторические времена. Археологические раскопки в Египте и Двуречье обнаруживают хорошо сохранившиеся остатки пивоварен и хлебопекарен, которые были построены за 2000 и даже 6000 лет до н. э. Известно, что в древнем Вавилоне была развита техника получения солода и пивоварение, ассирийцы умели готовить вино еще за 3500 лет до н. э. Легенды древних греков говорят о том, что искусство приготовления вина было даровано людям богом Дионисом.

Первый открыл причинную связь между брожением и дрожжами основоположник микробиологии Л. Пастер, обобщивший свои взгляды и наблюдения в знаменитой книге «*Etudes sur la biere*» («Очерки о пиве»), опубликованной в 1876 г. Л. Пастер установил, что брожение, являясь энергетическим процессом, заменяет дыхание тем организмам, которые живут в анаэробных условиях: «*La fermentation est vie sans air*» («Брожение есть жизнь без воздуха»). Еще за 10 лет до этого (1866) Пастер опубликовал «Исследования о вине, его болезнях и причинах, которые их вызывают. Новые способы сохранения и старения вина». На русском языке этот труд впервые полностью был опубликован в 1960 г. в двухтомном издании Академии наук СССР (Луи Пастер. Избранные труды). В нем имеются иллюстрации, на которых изображены дрожжевые клетки, а также дано описание способов и аппаратов для стерилизации вина. Предложенный Пастером метод стерилизации для сохранения вина путем прогрева при 50—60 °С получил название пастеризации — приема, который широко применяется сейчас в разных отраслях пищевой промышленности.

Как живые существа дрожжи были описаны задолго до открытия Пастера. Первым увидел их голландец Антони ван Левенгук. Рисунки дрожжевых клеток с описаниями он направил в 1680 г. в Королевское общество в Лондон. Эту дату связывают с открытием мира микроорганизмов.

Значение факта обнаружения Левенгуком дрожжей не было понято ни его современниками, ни учеными последующих поколений в течение 150 лет. Научно-ботанические описания дрожжей, их строения и размножения были сделаны только в 30-х годах прошлого столетия почти одновременно К. Латуром во Франции (1838) и Т. Шванном (1837, 1839) и Ф. Кютцингом (1837) в Германии. В результате этих работ дрожжи были отнесены к грибам. Хотя уже первые исследователи дрожжей видели в них структуры, которые были ими определены как споры, на роль спор в размножении обратили внимание значительно позже де Сенеэ (1868) и Рисс (1869—1870).

Рисс назвал спорообразующие дрожжи «сахарными грибами» (*Saccharomycetes*). Это название, ранее использованное Мейеном (1837) для почкующихся дрожжей, сохраняется до сих пор за одним из самых известных и хорошо изученных родов дрожжевых организмов, к которым относятся все так называемые «культурные» дрожжи (винные, пивные, пекарские).

Морфолого-систематические исследования дрожжей, описания многих новых видов, выделенных из природных источников, и разработка первых классификационных схем связаны с именем датского ботаника Э. Х. Хансена, работавшего на протяжении 30 лет в конце прошлого и начале нашего столетия. Работами Хансена не только заложено начало совершенно новой эры в биологии дрожжей, но и капитально перестроена технология брожения. Никто из его предшественников, в том числе и Пастер, не работал с чистыми культурами. Хансен разработал метод получения чистых культур из одной клетки и показал, что отдельные штаммы сильно различаются по физиологическим свойствам. Только внедрение чистых культур дало возможность получать пиво устойчивого качества, а пивоварение после этого стало развиваться как широкая промышленная отрасль.

Серия работ по систематике дрожжей выполнена так называемой голландской (делфтской) школой микробиологов, выпустивших в свет несколько изданий определителей дрожжевых организмов.

На русском языке (и в немецком переводе) имеется хорошо известная специалистам монография В. И. Кудрявцева «Систематика дрожжей» (1954).

В конце 60-х — начале 70-х годов таксономисты разных стран объединяют усилия для проведения общей классификации дрожжей, соответствующей современному уровню знаний об этих организмах. В последующем издании этого определителя, вышедшего под редакцией Н. Крегера в 1984 г., участвовало уже 16 авторов. В книге описано 60 родов и около 500 видов дрожжей.

Широкие цитологические исследования дрожжей, начатые французским ученым А. Гийермоном в начале столетия, активно развивались в Советском Союзе Г. А. Надсоном и его учениками. Новая область цитологических исследований была открыта благодаря разработке и внедрению методов люминесцентной микроскопии М. Н. Мейселем.

Если начало физиологическому направлению в изучении дрожжей положили работы Л. Пастера, то первым фактом, явившимся основой для биохимических исследований, следует считать открытие братьями Бюхнером в 1897 г. зимазного комплекса. Они пытались приготовить экстракт из пивных дрожжей для медицинских целей и для этого растирали дрожжи с трепелом, а затем на механическом прессе отжимали сок. Добавив к бесклеточному соку в качестве консерванта сахар, они обнаружили с удивлением, что сок начал бродить. Фактор, ответственный за бесклеточное брожение был назван зимазой и состоял, как теперь известно, из смеси энзимов. Слово «энзим» происходит из греческого языка и означает «в дрожжах». Открытие зимазного комплекса — это начальная веха в развитии биохимии. Вскрытие механизма спиртового брожения показало, что аналогичные реакции гликолиза лежат в основе того процесса, благодаря которому любой живой организм получает из сахара энергию для жизни.

Вклад дрожжей в развитие биологических наук огромен. Дрожжи — прекрасная модель для изучения многих процессов и явлений. На дрожжевых объектах выполнены первые исследования по радиобиологии (Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов), сделаны цитологические и генетические открытия (цитоплазматическая наследственность, генетическая самостоятельность митохондрий и др.), имеющие общепромышленное значение.

Промышленное использование дрожжей базируется прежде всего на их способности превращать сахар в спирт и углекислоту, а также на их воздействии на зерновые и молочные продукты. Главную роль дрожжи играют в производстве пива, вина, сидра; в получении путем дистилляции крепких спиртных напитков (водка, виски, бренди, коньяк, джин, ликеры); в хлебопекарной промышленности. В последние годы к старым технологическим процессам добавились новые: производство промышленного спирта из отходов целлюлозо-бумажной промышленности или мелассы; получение дрожжевой биомассы или дрожжевых экстрактов для использования в качестве кормовых или пищевых добавок; применение дрожжей как фармацевтического продукта для лечебных целей (главным образом из-за высокого содержания витаминов группы В); получение из дрожжей или с помощью дрожжей различных ценных биохимикатов, например эргостерина (витамина D₂), липидов, нуклеиновых

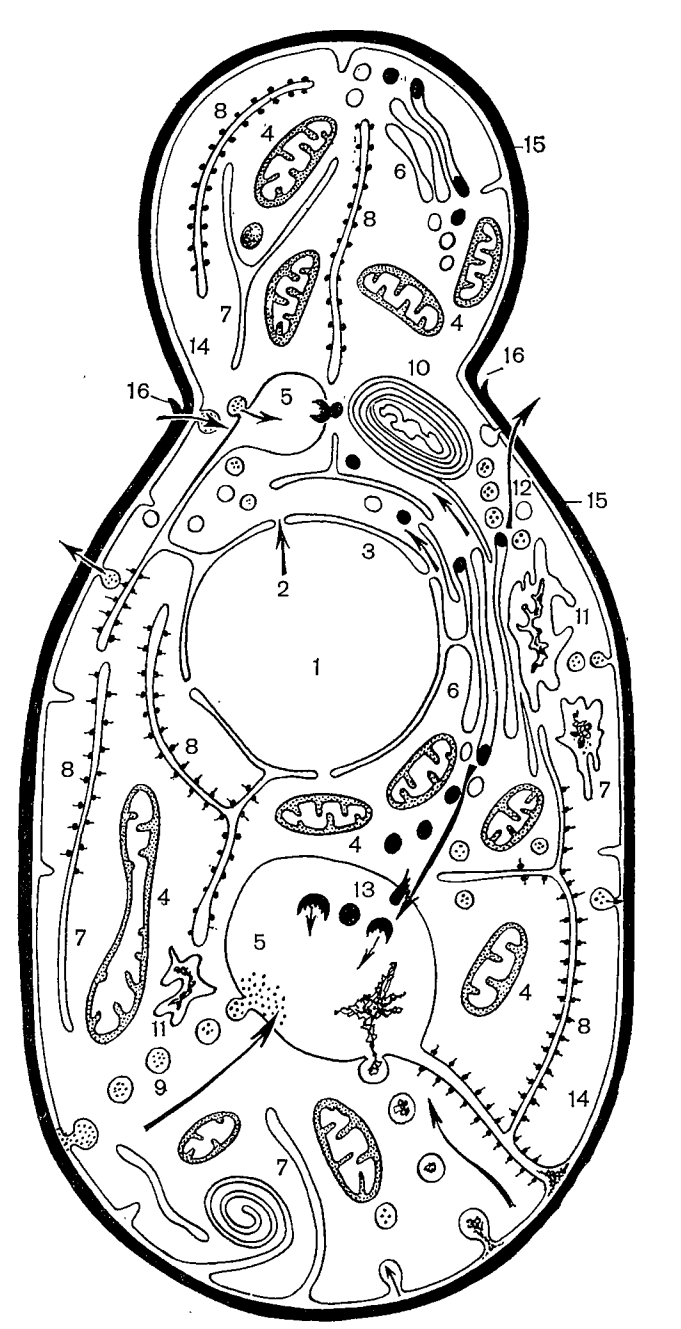


Рис. 59. Схема строения дрожжевой клетки:
1 — ядро с ядерной порой (2) и мембраной (3); 4 — митохондрии; 5 — вакуоль; 6 — мембраны комплекса Гольджи; 7, 8 — гладкий и шероховатый эндоплазматический ретикулум; 9 — пиноцитозные пузырьки; 10 — сегрегационные гранулы; 11 — фагосомы; 12 — выделительные пузырьки; 13 — липидные включения; 14 — цитоплазматическая мембрана; 15 — клеточная стенка; 16 — кольцевой валик шрама почкования.

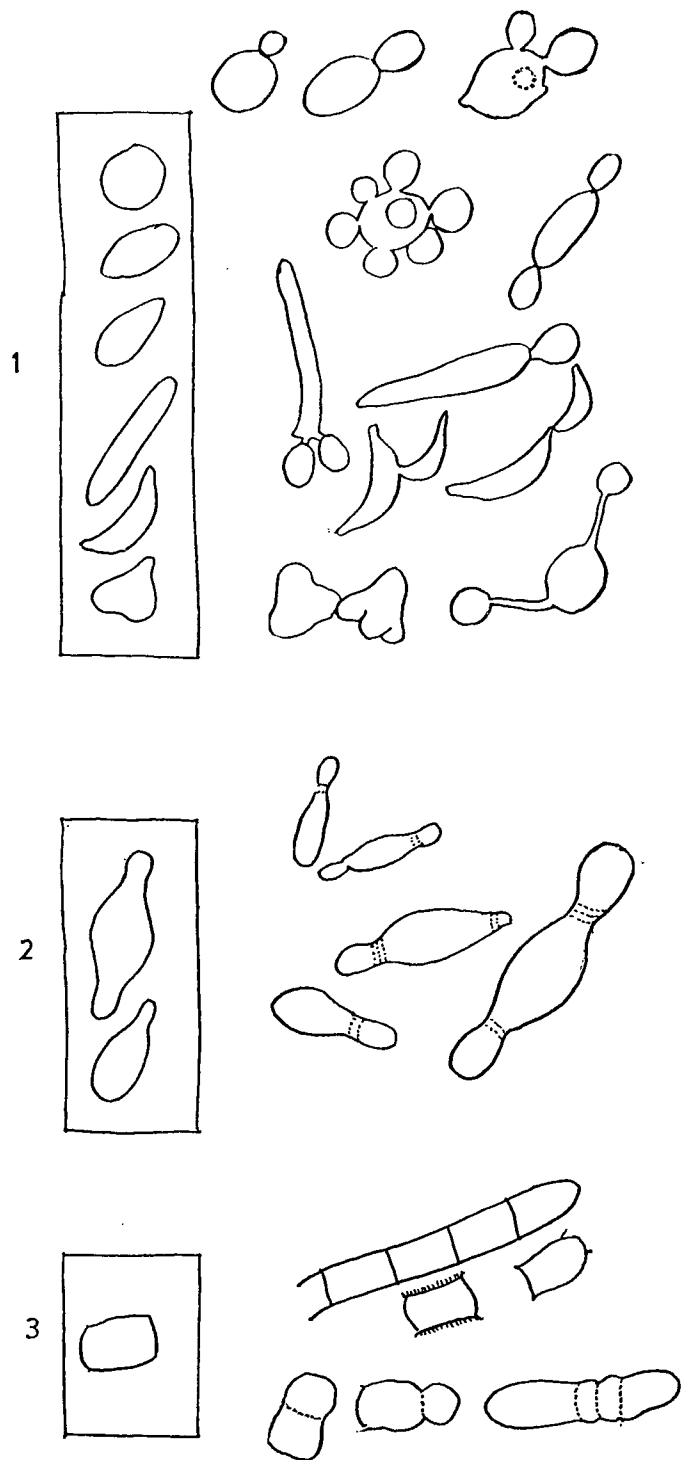


Рис. 60. Формы дрожжевых клеток и способы бесполого размножения: 1 — почкование; 2 — почкование-деление; 3 — деление.

кислот, ферментов и коферментов, органических кислот.

Для характеристики масштабов промышленного производства и использования дрожжей можно указать на то, что ежегодно в мире продукция пекарских дрожжей составляет миллионы тонн, а сухих кормовых дрожжей только в СССР — десятки миллионов тонн. Потребность в этих продуктах постоянно возрастает. В будущем производство дрожжей будет расширяться за счет внедрения новых источников сырья, обеспечивающих безотходную технологию.

Итак, дрожжи всегда, сколько помнит себя человечество, его неизменные спутники и друзья. Они помогают человеку и сегодня. Еще больше можно ждать от них в будущем, так как знания наши об этих удивительных организмах еще далеко не полные.

Дрожжи в культурах на плотных питательных средах растут в виде колоний разного цвета, формы и консистенции (табл. 10), а в жидких средах образуют муть, пленки и осадки. Колонии дрожжей на первый взгляд мало отличаются от бактериальных: они не опушены воздушным мицелием как у актиномицетов и грибов и чаще всего бывают гладкими, густыми и плотными или реже — слизистыми, растекающимися. По цвету они могут быть чисто-белыми, буровато-бежевыми, коричневыми (при спорообразовании) или яркими, окрашенными во все тона желто-оранжево-красного цвета.

Некоторые грибы образуют дрожжевые колонии черного цвета благодаря синтезу меланиновых пигментов. Их называют «черными дрожжами».

Таллом дрожжей в наиболее простой форме представлен одной клеткой. Диаметры отдельных клеток бывают от 1 до 10 мкм, чаще 3—7 мкм. Дрожжевая клетка имеет все основные структуры, характерные для грибов, но ядро в клетке обычно одно (рис. 59). Клеточная стенка прочная, ригидная (сохраняет форму), у старых клеток довольно толстая, многослойная, снаружи часто покрыта слизистым капсульным материалом. По характеру ультраструктурной организации клеточной стенки различаются аскоспоровые дрожжи (на их срезах под электронным микроскопом чередуются светлые и темные слои) и базидиомицетные (с тонколамеллярной структурой).

По форме дрожжевые клетки разнообразны: они бывают круглые и овальные, вытянутые стреловидные и цилиндрические, лимоновидные и грушевидные, многоугольные и серповидные (рис. 60). Это в значительной мере зависит от того, каким способом клетка размножается. Наиболее обычный путь бесполого размножения дрожжей — почкование. Оно начинается с появления на поверхности клетки небольшого сферического выроста, который увеличивается в размерах и как бы отшнуровывается от материнской клетки, остав-

ля на ней шрам, или почечный рубец (рис. 59). Почки у одних дрожжей возникают последовательно, каждый раз на новом месте, и старые клетки сплошь покрываются рубцами и отмирают. У других дрожжей почки возникают одновременно (так называемое множественное почкование) или же всегда на одном и том же месте, как правило — по полюсам. В последнем случае почкование приводит к образованию лимоновидных (апикулятных) клеток. Почка иногда формируется на широком основании и при ее отделении от материнской клетки в перешейке закладывается перегородка — септа. Такой способ называют почкующимся делением. Есть *дрожжи-дробянки* (*Schizosaccharomyces*), размножение которых хотя и происходит бластическим способом, имеющим общие черты с типичным почкованием, но внешне оно больше сходно с делением (рис. 60). Если после почкования клетки не отделяются друг от друга, то возникают структуры, имитирующие мицелий. Такой мицелий, в отличие от истинного, принято называть ложным или псевдомицелием (рис. 61).

Жизненные циклы дрожжей (рис. 62) включают чередование поколений гаплоидных и диплоидных клеток благодаря наличию полового процесса. Более половины известных родов дрожжей имеют половой процесс, включающий формирование сумок с эндогенными аскоспорами. Такие дрожжи относят к аскомицетам.

У аскомицетных дрожжей в результате копуляции после плазмо- и кариогамии зигота непосредственно развивается в сумку, где диплоидное ядро после первого деления в мейозе претер-

певает редукцию. Образующиеся аскоспоры всегда гаплоидны. Однако у некоторых дрожжей наблюдается своеобразное извращение в чередовании поколений: прорастающие споры или первые получившиеся из них гаплоидные клетки сливаются попарно и размножаются дальше почкованием уже в диплоидном состоянии. У таких дрожжей сумка со спорами образуется без непосредственно предшествующей копуляции.

В зависимости от продолжительности существования гапло- и диплофазы различают гаплоидные и диплоидные дрожжи. Жизненные циклы тех и других приведены на рисунке 62. В качестве примеров диплоидных дрожжей, которые длительно вегетативно размножаются, находясь в диплофазе, выбраны *сахаромикоды Людвига* (*Saccharomycodes ludwigii*), *гансениаспора апикулятная* (*Hanseniaspora apiculata*) и *пекарские дрожжи* (*Saccharomyces cerevisiae*). Различия в их половом цикле проявляются в разных способах восстановления диплофазы после образования гаплоидных спор. Это могут быть копуляция прорастающих спор (*Saccharomycodes ludwigii*, рис. 62, 1), диплоидизация ядра в одной споре (*Hanseniaspora apiculata*, рис. 62, 2), копуляция образовавшихся из спор мелких гаплоидных клеток или одной клетки и споры (*Saccharomyces cerevisiae*, рис. 62, 3). Гаплоидные дрожжи в природе длительно существуют и вегетативно размножаются в гаплофазе. Диплоидизация перед образованием спор происходит по-разному: копуляция двух отдельных клеток (*Schizosaccharomyces*, рис. 62, 4 и рис. 64), слияние ядер материнской и дочерней клеток в так называемой мейоз-

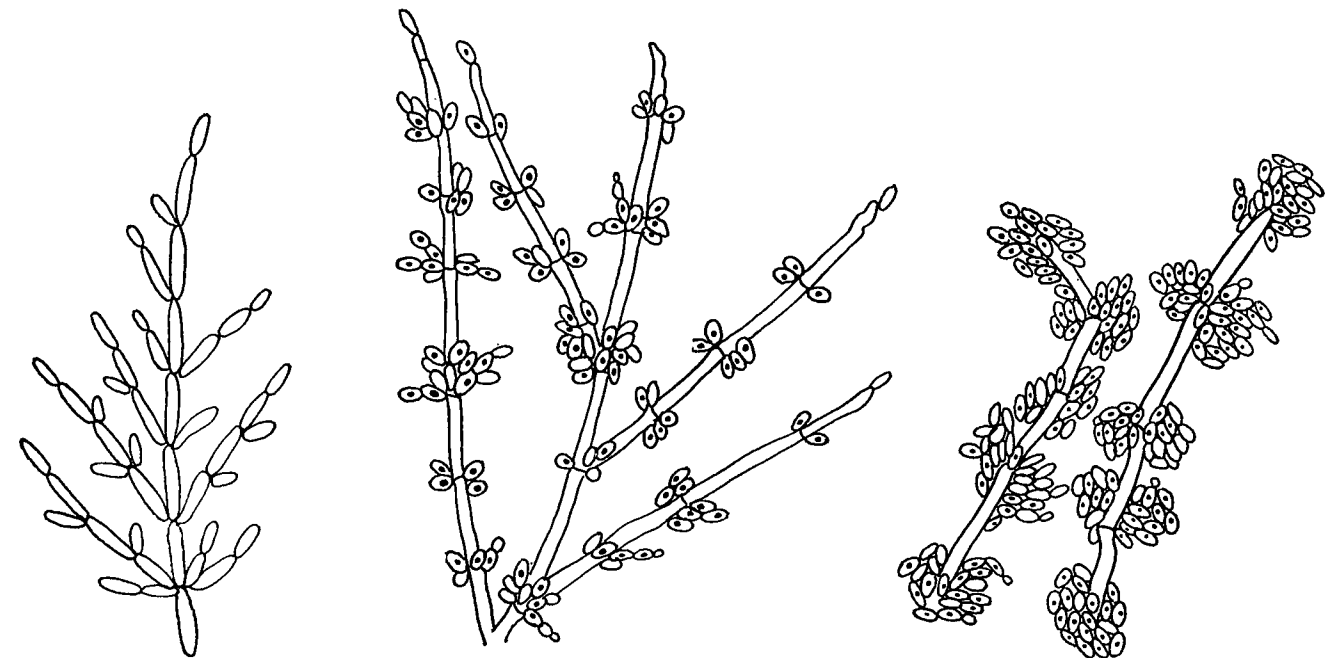


Рис. 61. Формы псевдомицелия дрожжевых грибов.

ной почке (*Debaryomyces*, *Schwanniomyces*, рис. 62, 5), кратковременное образование дикариона, миграция его в специальную почку, из которой после кариогамии и мейоза формируется сумка со спорой (*Nadsonia*, рис. 62, 6).

Эндогенные аскоспоры, образующиеся в результате полового процесса, различаются по форме и содержатся в разном количестве в сумках: от 1 до 30 и более, чаще 1—4.

На электронных микрографиях, а иногда даже

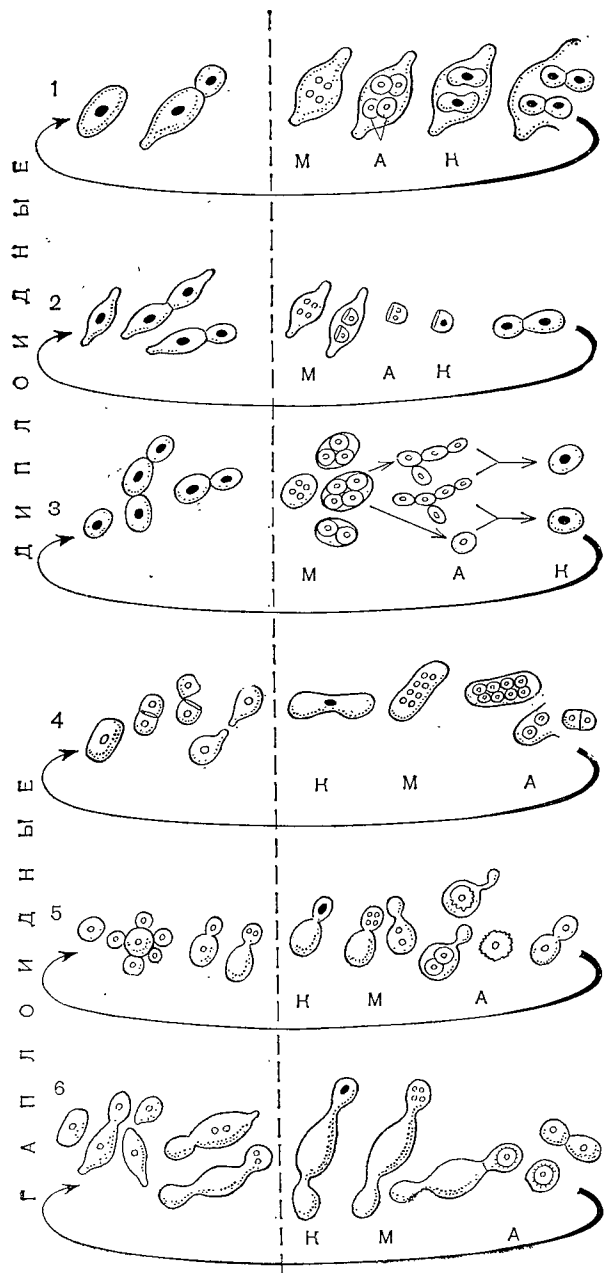


Рис. 62. Жизненные циклы и чередование ядерных фаз у гаплоидных и диплоидных дрожжей: н — кариогамия; м — мейоз; а — аскоспоры. (Объяснение в тексте.)

в световом микроскопе можно видеть на поверхности спор скульптурные образования типа выростов, бородавок, ободков или складок (рис. 63).

Наиболее известный и характерный для дрожжей процесс в обмене веществ — спиртовое брожение. Однако те же самые дрожжи, которые вызывают этот процесс (пекарские, пивные, винные), обладают также резко выраженным аэробным (дыхательным) обменом. Оба процесса являются энергетическими, хотя последний более экономичен и дает значительно больший выход энергии. Дыхательный путь обмена веществ у дрожжей включает цикл трикарбоновых кислот, глиоксилатный и пентозный циклы. Каждый из них характеризуется накоплением в среде специфических продуктов обмена: разных органических кислот или многоатомных спиртов. Побочными продуктами могут быть необычные вещества класса липидов: гликолипиды, сфинголипиды. Известны аскоспоровые дрожжи, которые не способны к спиртовому брожению и живут только за счет прямого окисления субстратов. Примером таких дрожжей могут служить обитающие в почве липомицеты.

В качестве источников углерода дрожжи используют лучше всего различные сахара, а также простые и многоатомные спирты, органические кислоты и многие другие соединения. Неизвестны дрожжи, которые не потребляли бы глюкозу. Некоторые виды используют углеводороды парафинового ряда, циклические углеводороды и сложные соединения ароматического строения (фенол, нафталин). В использовании дрожжами разных источников питания находят отражение условия их природных местообитаний. Разрушение дрожжами сложных природных и не природных соединений типа пектина, крахмала, ароматических веществ имеет отношение к превращению органических соединений в природе. Эти процессы могут быть важными также в связи с проблемой очистки сточных вод от промышленных предприятий.

Ценными во многих отношениях особенностями дрожжей являются, с одной стороны, их потребность в витаминах и, с другой, способность к сверхсинтезу некоторых из них. Дрожжи крайне различаются своими потребностями в витаминах. Факторами роста для дрожжей служат витамины группы В. Те штаммы, которые характеризуются абсолютной потребностью в одном или двух витаминах, могут быть использованы в качестве индикаторов на присутствие этих витаминов в субстрате и для количественного их определения. Такие методы для шести витаминов группы В — биотина, тиамина, инозита, пиридоксина, пантотеновой и никотиновой кислот — с использованием дрожжевых тест-объектов разработаны в нашей стране Е. Н. Одиной.

Дрожжи-сверхсинтетики используются для промышленного получения некоторых витами-

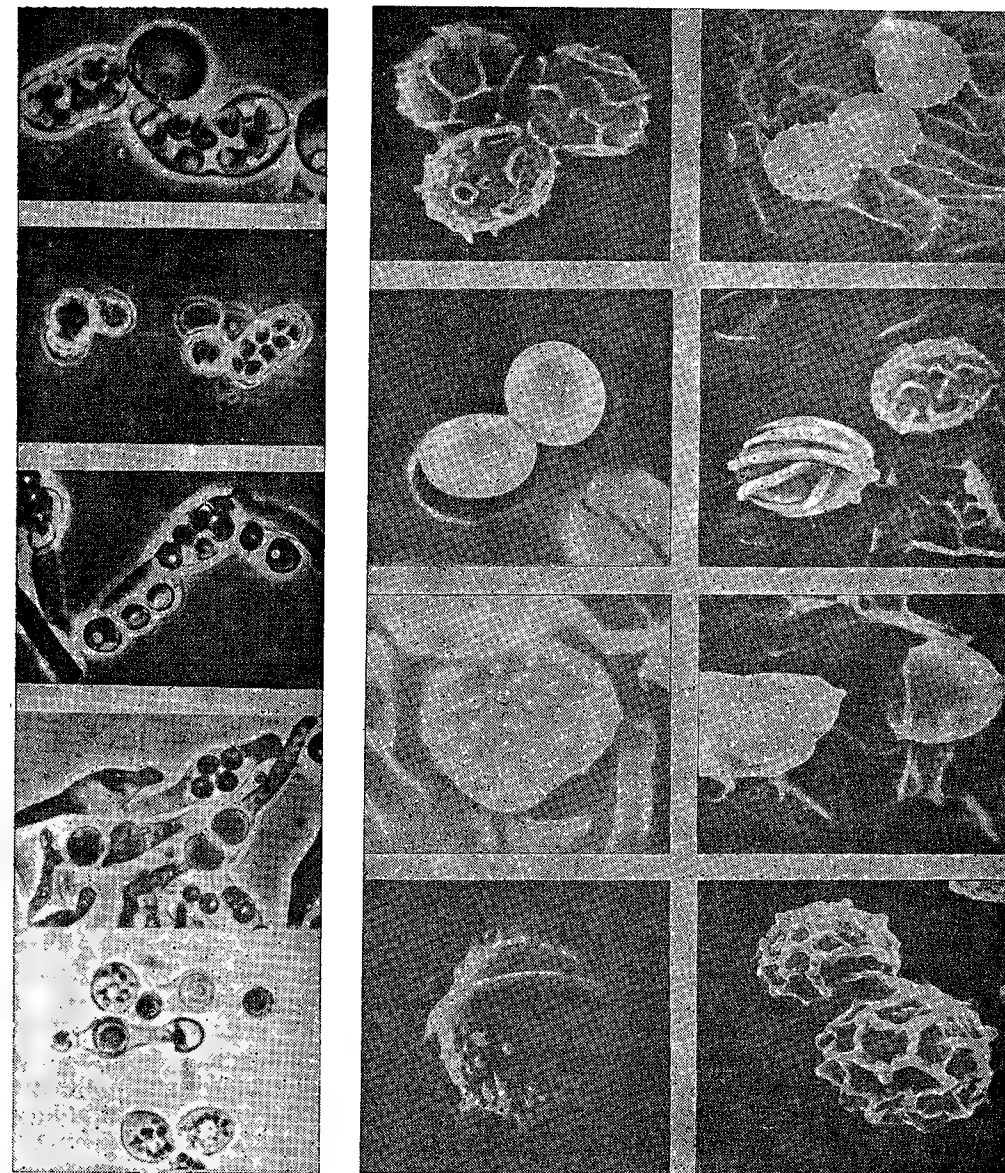


Рис. 63. Аскоспоровые дрожжи.

Слева — сумки с разным числом аскоспор; справа — разные по форме аскоспоры.

нов. С помощью специальных рас дрожжей производят также обогащение витаминами и микроэлементами некоторых продуктов питания (например, молочнокислые продукты, дрожжевые галеты).

Необычными потребностями для роста характеризуются дрожжи, обитающие в специфических природных очагах. Сюда относятся, например, постоянные обитатели кишечника теплокровных животных. Некоторые из них обладают очень высокими потребностями в витаминах и аминокислотах. Научиться культивировать такие дрожжи можно только после расшифровки условий, в которых они живут в естественных местообита-

ниях. Так, в кишечнике кроликов всегда имеются дрожжи *Cyniclomyces guttulatus*, которые на протяжении более 100 лет оставались загадочными из-за того, что они не поддавались выделению на плотных средах. Оказалось, что их нормальный рост может происходить только в кислой среде при pH 2,0—5,6, в особой газовой атмосфере с содержанием 2% кислорода и 10—15% углекислого газа, в диапазоне температур 30—40° С. И наоборот, дрожжи, обитающие в местах с низкой температурой или активно развивающиеся в холодные периоды года, имеют температурный максимум роста не выше 23° С. К таким организмам относятся, например, обитатели весеннего дви-

жения соков — *дрожжи Надсона* (Nadsonia, рис. 65).

Осмофильные дрожжи лучше растут при высоких концентрациях сахара в среде — до 50% и даже выше. Это *зигосахаромицеты* (Zygosaccharomycetes). Их находят в меде и других средах с большим содержанием сахара.

Среди дрожжей нет галофильных (солелюбивых) видов, а есть лишь галотолерантные, т. е. устойчивые к большой концентрации солей, но не требующие высокого содержания соли в среде.

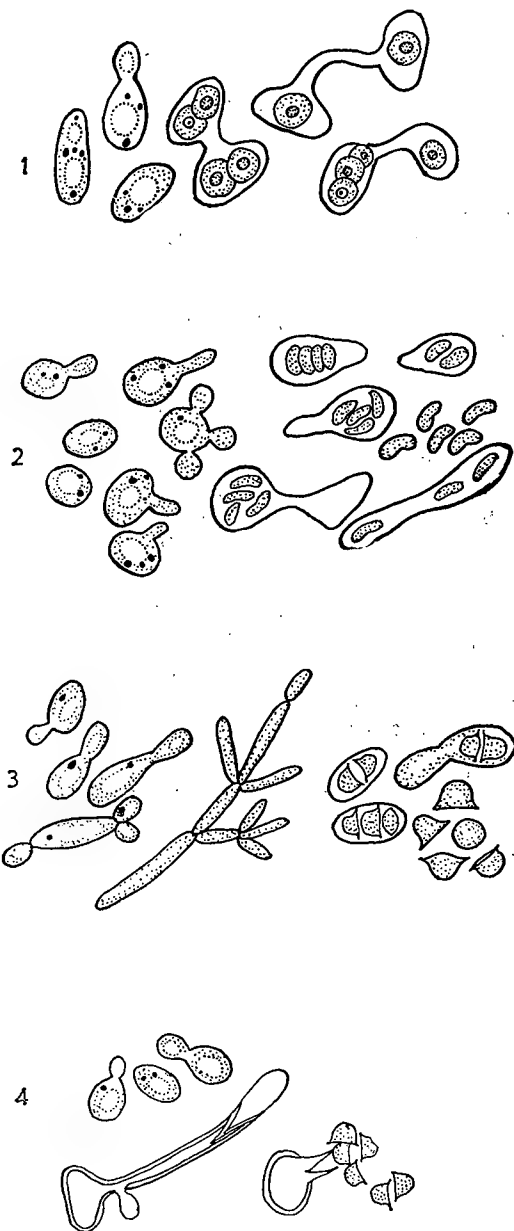


Рис. 64. Аскоспоровые дрожжи: 1 — Zygosaccharomycetes; 2 — Kluyveromyces; 3 — Pichia; 4 — Pachysolen.

Среди *дрожжей де Барри* (Debaryomycetes), выделяющихся часто из морской воды, из рассолов, из солонины, есть виды, которые хотя и медленно, но могут расти в почти насыщенных растворах поваренной соли.

Среди дрожжей нет видов, образующих токсические для человека вещества. При порче пищевых продуктов, вызываемой дрожжами, меняется вкус и внешний вид, но не происходит накопления вредодействующих веществ, как это бывает у ядовитых грибов и бактерий.

Говоря о разных взаимоотношениях дрожжей с высшими и низшими организмами, о роли дрожжей в жизни других существ, следует упомянуть об их пищевом значении для некоторых простейших и насекомых. В кишечнике плодовой мушки дрозофилы постоянно находятся дрожжи, главным образом те виды, которые обитают на поверхности плодов и ягод. Откладывая яйца в мякоть плодов, мушка одновременно вводит туда и дрожжи. Находясь в благоприятной среде, дрожжи активно размножаются и образуют значительную биомассу, которой питаются вылупляющиеся из яиц личинки. Взрослые мушки, перелетая с одного субстрата на другой, переносят и распространяют дрожжи.

Особая группа дрожжевых организмов, главным образом из родов *пихия* (Pichia, рис. 64) и *гансенула* (Hansenula), ассоциирована с насекомыми-ксилофагами, например с жуками-короедами, поражающими хвойные деревья. Некоторые из этих насекомых гибнут в стерильных условиях, лишённые дрожжей-симбионтов. Дрожжи из этих местообитаний используют в качестве питательных веществ целлюлозу и ксилан — продукты расщепления гемицеллюлоз древесины. Они устойчивы к растительным дубильным веществам и способны развиваться на средах с некоторыми танинами в качестве источника углерода.

Дрожжи служат хорошей пищей для амёб. Почвенные амёбы прекрасно размножаются на дрожжевом корме, поедая живые и мертвые клетки разных видов дрожжей.

Как уже было сказано выше, дрожжи объединяются в отдельную группу на основании весьма поверхностного сходства и главным образом на основании морфологических признаков. Исследование тонких механизмов их половой репродукции, биохимических процессов, лежащих в основе обмена веществ и химии отдельных структур, приводит к выводу о большой разнородности этой группы организмов и, следовательно, разных путях происхождения и эволюции отдельных семейств и родов дрожжей.

Порядок эндомицетов объединяет два семейства аскоспоровых дрожжей. В семействе *спермофторовых* (Spermophthoraceae) все дрожжи имеют игловидные споры, а семейство *сахаромицетных* (Saccharomycetaceae) объединяет все остальные дрожжи с разной (но не игловидной)

формой спор. В это семейство входят те роды, которые имеют наибольшее хозяйственное значение и изучение которых положило начало развитию наших знаний о дрожжевых организмах.

Род *дробянки*, или *шизосахаромицеты* (Schizosaccharomycetes), объединяет дрожжи, вегетативно размножающиеся только делением. Это гаплоидные дрожжи, клетки которых копулируют перед образованием сумок. В сумке обычно 4 или 8 спор. Споры круглые, овальные или бобовидные, гладкие или с бородавчатой поверхностью. У большинства дробянок споры дают положительную иодную реакцию, что свидетельствует о наличии в их оболочках крахмалоподобных соединений.

Наиболее изученные виды — *шизосахаромицет помбе* (Sch. pombe) и *шизосахаромицет восьмиспоровый* (Sch. octosporus). Морфологически эти виды различаются размерами клеток (у второго вида они более крупные — до 18 мкм в длину и 8 мкм в ширину) и числом спор в сумках: 4 у первого и 8 у второго.

Шизосахаромицеты — энергичные возбудители спиртового брожения. Шизосахаромицет помбе, получивший свое видовое имя по названию африканского пива «помбе», используют во многих тропических странах для приготовления особых сортов пива и крепких алкогольных напитков (рома, аррака). Распространение этих дрожжей в странах жаркого климата объясняется тем, что эти грибы хорошо растут только при повышенных температурах (30—42° С). Из природных субстратов вне хозяйства человека эти дрожжи почти не выделяются. Можно думать поэтому, что шизосахаромицет помбе — «культурные» дрожжи, выведенные человеком в жарких странах в процессе изготовления спиртных напитков аналогично производственным расам сахаромикетов, которые созданы в странах умеренного климата.

Род *сахарные грибы*, или *сахаромицеты* (Saccharomycetes), объединяет как природные виды, так и «культурные» (производственные), существование которых тесно связано со всей историей бродильной промышленности. Наиболее общим признаком всех дрожжей этого рода является их способность к активному сбраживанию сахаров с образованием наибольшего по сравнению с другими дрожжами количества спирта (от 10 до 19% по объёму). Сюда входят пивные, винные и пекарские дрожжи.

Морфологически все виды этого рода довольно сходны: они имеют сферические и овальные клетки, размножающиеся вегетативно почкованием. Все они образуют овальные и шаровидные аскоспоры в сумках, возникающих либо после непосредственно предшествующей копуляции гаплоидных клеток, либо из диплоидных клеток без предварительной копуляции. Число спор в сумках обычно не больше четырех (рис. 64).

В литературе было описано более 200 видов сахаромикетов, однако сейчас различают не более 20 из них. Наибольшее значение для человека имеет *S. cerevisiae*. Этот вид известен в сотнях рас «культурных» дрожжей.

Производственные дрожжи разделяют на верховые (винные, хлебопекарные, спиртовые расы) и низовые (пивные).

Вина с помощью дрожжей получают из виноградных и плодово-ягодных соков. Вина бывают сухие, сладкие и крепленые. В первых сахар сброжен полностью, во вторых — не до конца, а в третьи добавляют спирт. При производстве игристых вин (шампанское) брожение завершают в герметически закрытых бутылках, где идет накопление углекислого газа. Получение разных вин зависит от технологии процесса, исходного сырья и свойств применяемых рас дрожжей.

Винодельческие расы получают свои названия в зависимости от страны и местности, из которых они произошли, а также от сорта винограда и местоположения виноградника. На основе практически важных свойств дрожжей расы делят на группы. Например, известны высоковыбравивающие расы, дающие до 18 и 20,5% спирта; холодостойкие или, наоборот, термотолерантные расы; спиртоустойчивые расы для шампанских вин; так называемые хересные дрожжи, образующие на поверхности вина пленку и создающие характерный для хереса вкус и букет.

Сырьем для получения спирта биологическим способом, кроме пищевых продуктов (картофель, зерновые), служат кормовые растения, патока, отходы деревообрабатывающей и целлюлозной промышленности (сульфитные щелока). Так как спиртовые дрожжи не используют сложные сахара (полисахариды), содержащиеся в этих продуктах, то их подвергают предварительному осахариванию (гидролизу) солодом или кислотами. Солод — это проросший ячмень, содержащий ферменты амилазы, которые расщепляют крахмал. Дрожжи затем сбраживают образующиеся моносахара в спирт. В производстве этилового спирта получают также другие ценные побочные продукты, например фурфурол, метиловый спирт, углекислый газ. Спиртовое брожение можно направить и в сторону накопления глицерина.

Пиво получают из зерен злаков, главным образом ячменя, и добавляют на определенной стадии женские соцветия (шишки) хмеля. Полученное охмеленное сусло сбраживают дрожжами. Конечный продукт брожения (пиво) содержит до 6% спирта, сахар, экстрактивные вещества, белки, органические кислоты, горькие вещества хмеля, дубильные вещества и углекислый газ. Дрожжи, применяемые в пивоварении, относили к видам *Saccharomycetes carlsbergensis* и *S. uvarum*, однако правильно их рассматривать как расы или разновидности пекарских дрожжей.

Дрожжи, которые используют в разных бродильных производствах, накапливаются в качестве отходов и могут быть применены в качестве добавочного ценного кормового продукта в пищевые рационы животных. Эти дрожжи содержат белки, углеводы, жиры и минеральные соли.

Дрожжевая биомасса хорошо усваивается также организмом человека. Поэтому дрожжи специально получают и для лечебных целей. Их применяют в жидком виде и в таблетках. 500 г сухих дрожжей заменяет по белку 1 кг свежего мяса, 33 штуки куриных яиц или 4,1 л коровьего молока. В качестве витаминных препаратов достаточна суточная доза в 25 г сухих или 100 г прессованных дрожжей. Перед употреблением их следует убить прогреванием (растереть с водой и залить кипятком) и добавлять в различные блюда.

Пекарские дрожжи (*S. cerevisiae*) применяют в хлебопекарной и кондитерской промышленности. Для этих целей специально производят прессованные дрожжи, введенные в практику хлебопечения в конце XIX в. Дрожжи размножают в условиях высокой аэрации. Чисто спиртовое брожение под действием дрожжей происходит в пшеничном тесте. Образующийся при брожении углекислый газ вызывает подъем теста. В ржаном тесте идет смешанное брожение: сначала молочнокислое (бактериальное), а затем спиртовое (дрожжевое). Из-за образующейся в первом этапе молочной кислоты ржаной хлеб имеет кисловатый вкус.

Среди сахаромикетов есть и природные виды, распространенные главным образом в субстратах, содержащих сахар: на поверхности плодов, ягод и фруктов, в нектаре цветов, в сокотечениях деревьев. Некоторые виды ассоциированы с насекомыми и встречаются в местах их обитания. Так называемые осмофильные дрожжи, обитающие в пчелиных ульях, лучше используют фруктозу (сахар меда), чем глюкозу. Такие гаплоглистные сахаромикеты выделяют в особый род — *зигосахаромикеты* (*Zygosaccharomyces*). Осмофильные дрожжи часто являются причиной порчи меда, варений, джемов, а также скисания вин.

К роду сахаромикетов близки активные возбудители спиртового брожения так называемые «молочные» дрожжи, которые разные исследователи относят либо к роду *клюверомикетов* (*Kluveromyces*), либо к роду *зигофабоспора* (*Zygofabospora*). Они сбраживают молочный сахар лактозу и имеют большое пищевое и медицинское значение, так как участвуют в образовании молочнокислых продуктов или используются для получения кормового белка из молочной сыворотки. Наиболее известный вид — *Kluveromyces fragilis* (рис. 64). Он образует бобовидные споры в сумках, которые развиваются из непосредственно копулирующих клеток или из диплоидных вегетативных клеток.

Дрожжи близких между собой родов *пихия* (*Pichia*) и *гансенула* (*Hansenula*) дифференцируются главным образом на основании их отношения к нитратам, а именно по способности восстанавливать нитраты в процессе ассимиляции. Первый род относится к нитратотрицательным, а второй — к нитратположительным дрожжам. Провести четкую границу между видами той и другой групп не всегда легко. Среди этих родов есть как гаплоидные, так и диплоидные виды, гомо- и гетероталлические. Споры у тех и других чаще всего шляпообразные вследствие сдвинутого к полюсу ободка. У большинства видов споры легко освобождаются из сумок после созревания. Гаплоидные штаммы, образующие псевдомицелий, могут быть приняты за представителей рода *кандида* (*Candida*), внутри которого описаны аспорогенные аналоги пихии и гансенулы. Физиологические виды описываемых родов относятся к группе слабо бродящих дрожжей, а некоторые (особенно среди пихий) совсем не вызывают брожения. На поверхности жидких питательных сред или вина эти дрожжи образуют пленки, поэтому в виноделии их относят к группе облигатных пленочных дрожжей, например *Pichia membranaefaciens*.

Особенно заражаются пленочными дрожжами вина с низким содержанием спирта, находящиеся в условиях хорошей аэрации. Дрожжи окисляют спирт и остаточные сахара вина, и в среде накапливаются органические кислоты, альдегиды и эфиры. Таким образом, пленочные дрожжи родов пихия и гансенула являются представителями вредной микрофлоры брожения. Меры предохранения и борьбы с ними предусматривают специальные режимы подготовки сбраживания перерабатываемого сырья. Решающее значение имеет ведение процесса брожения на чистых расах сильных (активно бродящих) культурных дрожжей.

Некоторые пихии и гансенулы — это свободноживущие дрожжи, другие ассоциированы с насекомыми, особенно с жуками-короедами хвойных деревьев, с комарами, плодовой мушкой дрозофилой. Дрожжи пихии в изобилии обнаруживаются в местах, где питаются и размножаются насекомые: в очагах повреждений на некротических тканях кактусов родов опунция и цереус в пустынных районах Австралии, Америки, Африки; в экссудатах хвойных и лиственных деревьев и сходных местообитаниях. Дрожжи необходимы насекомым для прохождения полного жизненного цикла.

Пакисолен таннофильный (*Pachysolen tannophilus*) по многим признакам близок к дрожжам пихия-гансенулы. Он образует полусферические споры с узким ободком у основания, споры после созревания быстро освобождаются из асков. Наиболее характерный признак рода — необычные аски, которые формируются из вегетативных клеток путем их вытягивания с одного конца и

значительного утолщения клеточной стенки. Вид был выделен из дубильной жидкости. Он обладает редкой способностью активно сбраживать ксилозу в этиловый спирт и вместе с видом *пихия стебельковая* (*Pichia stipitis*) используется для получения спирта из лигноцеллюлозных материалов.

Дрожжи, образующие сатурновидные споры, выделяют в род *виллиопсис* (*Williopsis*), названный в честь миколога Вилла. Такие виды, как *виллиопсис сатурновидный*, ароматный и луговой (*W. saturnus*, *W. suaveolens*, *W. pratensis*), часто выделяются из почв, особенно из луговых и болотных.

Род *дебариомикеты* (*Debaryomyces*), названный по имени знаменитого ботаника А. де Бари, объединяет дрожжи с характерным половым процессом: перед образованием сумки происходит копуляция материнской клетки с клеткопочкой. Таким образом, дрожжи эти в природе гаплоидны. Споры, чаще всего по одной в сумке, имеют бородавчатую или с правильными выростами поверхность. Клетки дрожжей-дебариомикетов чаще круглые, реже яйцевидные и овальные. Виды со сферическими клетками размножаются вегетативно множественным почкованием. Среди дебариомикетов есть дрожжи небродящие, слабо сбраживающие сахара, и только дрожжи двух или трех видов активно сбраживают разные углеводы.

Дебаромикеты отличаются от других дрожжей тем, что многие из них хорошо развиваются на белковых средах и при повышенных концентрациях солей в среде. *Дебаромикет Ганзена* (*D. hansenii*) часто выделяется из морской воды. Дебаромикеты постоянно обнаруживают на поверхности копченых колбас, сыров, сосисок. Это — сухой белый налет или тонкая белая пленочка на поверхности рассолов при засоле капусты, огурцов. Дебаромикеты часто выявляются при микозных заболеваниях кожи человека и животных, хотя их патогенность остается недоказанной.

Два вида — *дебариомикет Кантарелли* (*D. cantarellii*) и *дебариомикет муравьиный* (*D. formicarius*) — связаны с рыжими лесными муравьями группы формика руфа (*Formica rufa* L.), в гнездах которых они развиваются в количестве, превышающем иногда 10 млн. клеток на 1 г субстрата.

Близки к дебаромикетам по циклу развития *шванномикеты* (*Schwanniomycetes*, по имени Т. Шванна). Их споры, как и споры дебаромикетов, имеют бородавчатую поверхность, но по экватору еще проходит хорошо заметный даже в оптическом микроскопе выпуклый ободок, из-за чего споры похожи на грецкий орех. Дрожжи этого рода выделяются обычно из почв, главным образом из луговых и черноземов. Среди штаммов *шванномикета западного* (*Schwanniomycetes occidentalis*) найдены активные продуценты амило-

литических ферментов, рекомендуемые для промышленного производства.

Особняком среди почкующихся аскоспоровых дрожжей стоят жировые дрожжи — *липомикеты* (*Lipomyces*). Как и шванномикеты, липомикеты распространены только в почвах. Эти дрожжи можно считать типичными представителями почвенной дрожжевой флоры. Клетки этих дрожжей крупные (до 9—10 мкм в диаметре), чаще сферические, реже слегка овальные. Размножаются липомикеты многосторонним почкованием, причем почки иногда закладываются на широком основании. Клетки их содержат много жира (отсюда название рода) и окружены слизистой полисахаридной капсулой (рис. 65). По типу образования спор все липомикеты разбиваются на две группы, четырехспоровые и многоспоровые. Споры тех и других различаются по структуре поверхности: ребристая у четырехспоровых и складчатая или гладкая у многоспоровых.

Сумки у липомикетов образуются особым способом с участием так называемых «активных почек». Если копулируют две почки на одной материнской клетке, то развивающаяся из зиготы сумка имеет как бы «двуногое» основание и сходна с сумкой грибов *Dipodascus*. Число спор в сумке не фиксировано у многоспоровых видов липомикетов и может иногда превышать 30. На одной материнской клетке развивается от 1 до 7 сумок.

Все виды липомикетов не вызывают брожения и относятся к олигонитрофилам, т. е. группе микроорганизмов (чаще всего почвенных обитателей), которые нормально развиваются при следовых количествах азота в среде. В качестве источников углерода они способны окислять многие сахара в том числе и пентозы, а также многоатомные спирты.

Выделяемые липомикетами во внешнюю среду полисахариды оказывают влияние на почвенную структуру, а также привлекают бактерий, которые, питаясь этим углеводным материалом, усиленно фиксируют азот. Липомикеты перспективны как продуценты липидов и амилалитических ферментов.

На территории Советского Союза липомикеты были найдены в почвах, начиная от подзолов в зоне северной тайги и кончая каштановыми почвами зоны сухих степей. Они выделялись также из некоторых почв Крыма, Кавказа и Тянь-Шаня.

Разные виды липомикетов имеют географически ограниченные ареалы. Например, *липомикет Кононенко* (*Lipomyces kononenkoae*) встречается только во влажных субтропических и тропических районах, *липомикет жировой* (*L. lipofer*) — в странах умеренного климата, где чаще обнаруживается в луговых и болотных почвах, а *липомикет четырехспоровый* (*L. tetrasporus*) — преимущественно в черноземных и каштановых почвах степных и предгорных областей с жарким климатом.

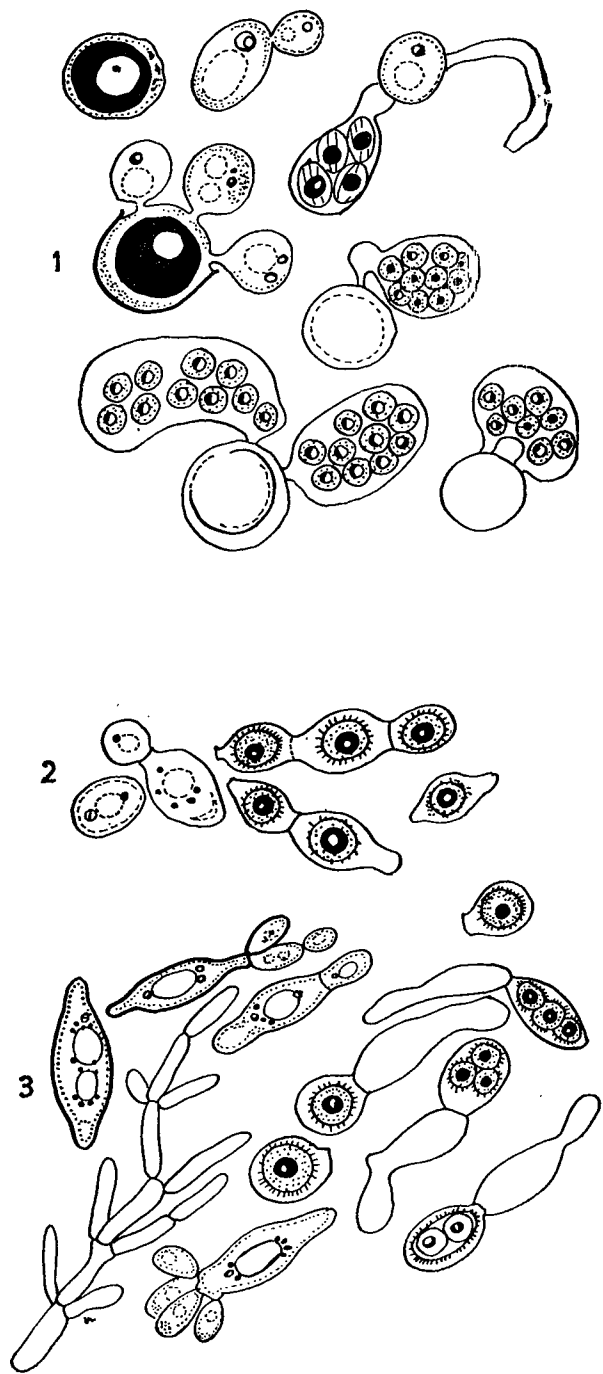


Рис. 65. Аскоспоровые дрожжи:
1 — *Lipomyces*; 2 — *Nadsonia commutata*; 3 — *Nadsonia fulvescens*.

Аскоспоровые дрожжи с почкующимися делением распределяются в 4 рода: *надсония* (*Nadsonia*), *сахаромикоды* (*Saccharomycodes*), *гансениаспора* (*Hanseniaspora*) и *викерхамия* (*Wickerhamia*). Эти дрожжи имеют лимонovidные клетки: мелкие у гансениаспоры и очень крупные у всех остальных (например, у сахаромикодов до 34 мкм в длину). Дрожжи этих родов различаются по форме спор, способу диплоидизации и образования сумок, по природным местообитаниям. У *сахаромикодов Людвиги* (*Saccharomycodes ludwigii*) споры круглые, с узким гребешком и редкими бородавчатыми выростами. В сумке обычно 4 споры, расположены они тесно, попарно, гребешками друг к другу. При прорастании эти споры парами конъюгируют, будучи еще в сумке, и дают диплоидные клетки. Наиболее часто эти дрожжи обнаруживаются в слезотечении дуба, а также на поверхности плодов и в забродивших плодово-ягодных соках. В виноделии этот вид относят к сорнякам брожения.

Находят сахаромикоды Людвиги и в так называемом «чайном квасе», где они обитают в симбиозе с уксуснокислыми бактериями.

Этот слабокислый напиток широко распространен в Индонезии. Для его приготовления используют настой чая с добавлением 10% сахара. На поверхности жидкости «чайный гриб» образует мощную слизистую пленку. Дрожжи, сбраживая сахар, способствуют образованию небольшого количества спирта и углекислого газа.

Серьезными вредителями в промышленном виноделии являются дрожжи гансениаспора, известные в специальной литературе под названием апикулятусов. Они широко распространены на ягодах винограда, на мягких фруктах. Дрожжи гансениаспоры вызывают энергичное брожение, а образуемые при этом продукты задерживают развитие винных дрожжей. Накапливающиеся летучие кислоты и эфиры придают вину нежелательные вкус и запах. Основным методом борьбы с апикулятусами — сульфитирование плодово-ягодных соков. Для гансениаспоры известны аспорогенные аналоги, которые описывают как виды рода *клёкера* (*Kloeckera*). Они чаще встречаются в районах северного виноделия.

Дрожжи *Надсона* (*Nadsonia*) впервые были выделены и описаны Г. А. Надсоном (совместно с А. Г. Конокотиной) в 1911 г. Один из видов был назван *надсония желтеющая* (*N. fulvescens*), так как культуры его со временем становятся желтыми до темно-коричневых из-за обильного образования спор, которые имеют янтарный цвет и хорошо заметную в оптический микроскоп шиповатую поверхность. Это дрожжи гаплоглобионты. Диплоидизации предшествует образование очень характерных клеток-триад. Одна из клеток триады становится сумкой (рис. 65). Эти дрожжи — слабые бродильщики. В природе они постоянно встречаются в весенних экссудатах

деревьев в зоне умеренного климата. Последнее объясняется низким температурным оптимумом этих дрожжей: выше 25 °C они не растут.

Надсония измененная (*N. commutata*) была найдена в природе значительно позже — почти через 60 лет после первого вида. Вид был выделен из луговых горных почв один раз в южном, а второй раз в северном полушарии. Этот вид не бродит и не образует триадных структур при споруляции. Поверхность спор имеет ячеисто-складчатое строение (рис. 65).

Последний род из этой группы — *викерхамия* (*Wickerhamia*) — представлен единственным видом — *викерхамия флюоресцирующая* (*W. fluorescens*), видовой эпитет которому дан по выделяемому флюоресцирующему пигменту — рибофлавиону. Эти дрожжи образуют характерные кепковидные с козырьком споры, чаще по одной в сумке. Найдены они пока только в помете дикой белки в Японии.

Есть большая группа аскоспоровых дрожжей, которые наряду с почкующимися клетками образуют истинный септированный мицелий. Поры в септах этих дрожжей имеют разное строение (рис. 66). У *амброзиевых дрожжей* (*Ambrosiozyma*) даже в световой микроскоп хорошо заметны поровые утолщения в виде темной точки. Это единственный среди аскомицетовых дрожжей род, имеющий долипоры, сходные с септовыми порами базидиомицетов. На гифах развиваются бластоспоры и аски с 1—4 шляповидными аскоспорами. Все известные виды амброзиевых дрожжей живут в галереях жуков — стволовых вредителей леса. Обрастая стенки галерей, они издают сильные благоухающие запахи, которые привлекают личинок насекомых, питающихся грибным мицелием.

Тесная связь с насекомыми, поражающими деревья, прослеживается и у других мицелиальных дрожжей. С жуками-короедами ассоциированы некоторые виды рода *сахаромикопсис* (*Saccharomycopsis*), например *сахаромикопсис капсулированный* (*S. capsularis*) и *сахаромикопсис синандского дерева* (*S. synnaedendra*). Они образуют сумки со спорами разной формы (круглые, эллипсоидные шляповидные или сатурновидные), легко осебжающимися по мере созревания (рис. 66). Один из видов этого рода — *сахаромикопсис пряжковый* (*S. fibuligera*) — применяется в биотехнологической промышленности как активный продуцент ферментов, расщепляющих крахмал. Мицелий у *сахаромикопсис* имеет в септах плазмодесмы.

В слизистых истечениях дуба встречаются слабобродящие дрожжи *гиллермонделла луноспоровая* (*Guilliermondella selenospora*). Аски у этого вида образуются как из свободных клеток, так и на мицелии. Они содержат по 4 серповидные споры. Септы, как и у вышеописанных видов рода *сахаромикопсис*, имеют плазмодесмы.

В сокоотечении дуба обитает также *артроаскус Шёна* (*Arthroascus schoenii*). Мицелий его распа-

дается на апикулятные клетки, которые образуют почки на широком основании, как у других апикулятных дрожжей. Сумками становятся клетки мицелия, в которых формируется до 8 спор шляповидной формы с гладкой поверхностью у *артроаскуса Шёна* или 1—2, реже до 4, у *артроаскуса яванского* (*A. javanensis*, рис. 66). Споры последнего вида в электронном микроскопе обнаруживают бородавчатую поверхность.

Один из видов группы мицелиальных дрожжей — *яровия липолитическая* (*Yarrowia lipolytica*) — широко известен как продуцент ферментов, расщепляющих жиры и белки. Это гетероталлические дрожжи, анаморфа (несовершенная стадия) которых описывается в роде *Candida*. Образованию асков предшествует слияние клеток противоположного типа спаривания. Сферические или овальные сумки формируются на концах мицелия или боковых гиф (рис. 66). Они содержат от 1 до 4 спор разной формы: сферические с гладкой или шероховатой поверхностью, шляповидные с узким или широким ободком, с длинными или короткими выростами в виде протуберанцев. Септы в мицелии не имеют ни долипор, ни плазмодесм; одна центральная пора не перекрывается тельцами Воронина. Эти дрожжи выделяются из олиив и из пищевых продуктов с высоким содержанием жира. Они могут быть причиной порчи маргарина. Кроме того, они хорошо растут на углеводородах с открытой цепью — нормальных алканах из нефти, поэтому их используют для получения разных продуктов из сырья при переработке нефти.

СЕМЕЙСТВО СПЕРМОФТОРОВЫЕ (SPERMOPHTHORACEAE)

Семейство спермофторовых объединяет роды, образующие настоящий мицелий (*Nematospora*, *Eremothecium* и *Spermophthora*), и роды с почкующимися клетками (*Metschnikowia*). Для этого семейства характерны удлинённые, веретеновидные, часто заостренные аскоспоры, образующиеся в сумках от 1 до 32. Грибы этой группы — паразиты растений, развивающиеся преимущественно на плодах, возбудители так называемых стигматомикозов. Инфекция распространяется насекомыми, и грибы проникают в растения через сделанные ими проколы.

Большинство видов этой группы обитает в районах с теплым климатом, часто в субтропиках. Некоторые из них имеют практическое значение как возбудители болезней культурных растений (например, нематоспора легиновая — возбудитель гнили фисташки). Эремотециум Эшби — сверхсинтетик витамина B₂ (рибофлавина) — используется для его промышленного получения.

У *спермофторы хлопчатниковой* (*Spermophthora gossypii*) — паразита в коробочках хлопчатника — в цикле развития чередуются гаплоглоидное и

диплоидное поколение, различающиеся морфологически (гетероморфная смена поколений). Это один из немногих известных у грибов случаев смены поколений в цикле развития. Она отсутствует у всех высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов) и известна еще только у хитридиомицетов в порядках хитридиевых (*Physoderma*) и blastoclადиевых (*Blastocladiella* и *Allomyces*).

Гаплоидный мицелий гриба лишен перегородок либо немногочисленные перегородки делают его на крупные многоядерные клетки. Этот мицелий может образовывать почкующиеся клетки. На нем интеркалярно (вставочно по ходу гифы) образу-

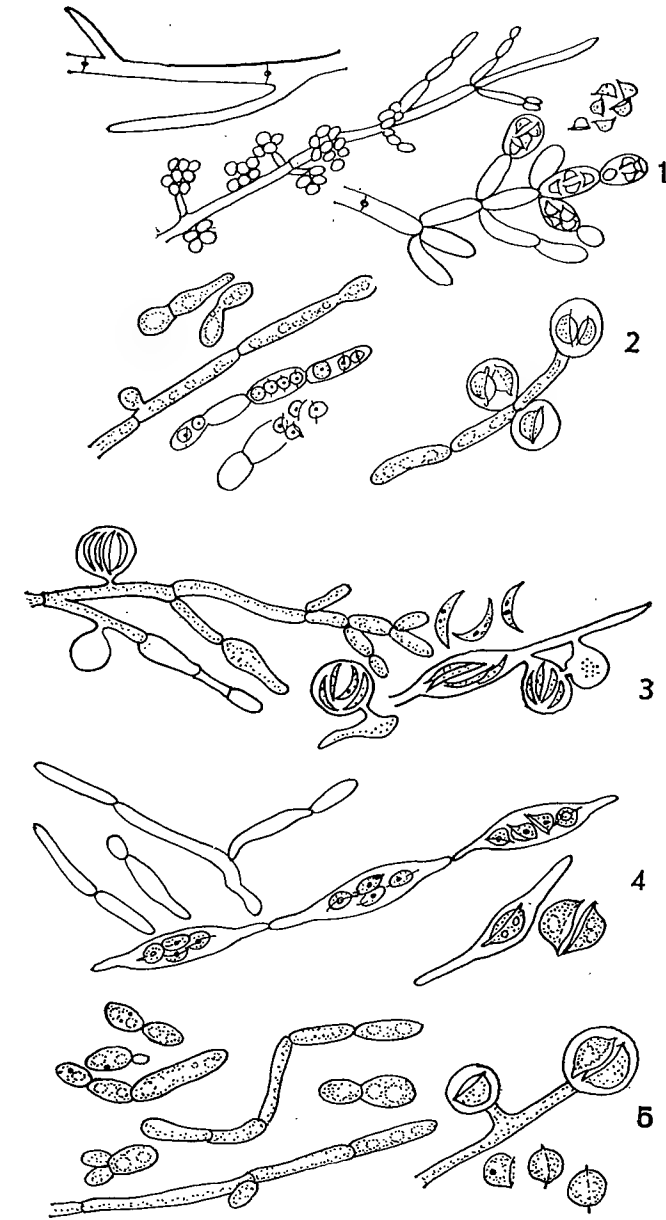


Рис. 66. Мицелиальные аскоспоровые дрожжи: 1 — *Ambrosiozyma*; 2 — *Saccharomycopsis*; 3 — *Guilliermondella*; 4 — *Arthroascus*; 5 — *Yarrowia*.

ются удлинённые спорангии, содержащие многочисленные (до 40) веретеновидные споры (рис. 67). Эти споры могут прорасти в новый гаплоидный мицелий, т. е. функционировать как споры бесполого размножения, но чаще они функционируют как гаметы, попарно копулируя и образуя зиготу. Из зиготы развивается ветвящийся диплоидный мицелий, состоящий из одноядерных клеток. На концах его гиф образуются шаровидные сумки, содержащие по восемь гаплоидных аскоспор. Прорастая, аскоспоры снова дают начало гаплоидному неклеточному мицелию.

Эремотециум Эшби (*Eremothecium ashbyi*), также паразитирующий на коробочках хлопчатника, образует дихотомически ветвящийся мицелий ярко-желтого цвета, состоящий из многоядерных клеток. Окраска мицелия гриба обусловлена присутствием рибофлавина, который накапливается в нем в таких количествах, что выпадает в виде кристаллов в вакуолях. На мицелии образуются продолговатые многоспоровые спорангии с веретеновидными спорами. Оболочка спорангия после созревания лопается, споры освобождаются и прорастают не сливаясь, в отличие от предыдущего вида. На образовавшихся проростках развиваются сумки, содержащие от 4 до 32 аскоспор.

Гриб хорошо растет на питательных средах и используется в микробиологической промышленности для получения рибофлавина. Для производства витамина эремотециум выращивают в глубокой культуре при хорошей аэрации на средах с органическими источниками азота, витаминами и углеводами при температуре 28—30 °C. В этих условиях мицелий гриба синтезирует большое количество рибофлавина, выделяющегося в среду. Его выход составляет 1—2 г, а по некоторым данным — до 6 г чистого вещества на 1 л среды.

В животноводстве используют концентраты рибофлавина или обогащенные им добавки к кормам. Для их получения производитель выращивают на зерне или различных отходах пищевой промышленности. Субстрат при выращивании на нем гриба сохраняет свои пищевые качества и обогащается витамином, содержание которого доходит до 2—3 г на 1 кг сырья.

Для рода *нематоспора* (*Nematospora*) характерны восьмиспоровые сумки и веретеновидные двуклеточные аскоспоры с длинным придатком на одном конце (рис. 67). Мицелий у видов этого рода может почковаться.

Виды рода *нематоспора* паразитируют на различных растениях, вызывая гниль семян и мясистых частей плодов. *Нематоспора лециновая* (*N. coquilii*) вызывает гниль лесных орехов, а в последние годы обнаружена на фисташке в ряде стран Северной Африки и Азии, где причиняет большой ущерб. В республиках Средней Азии в 1967—1970 гг. она вызвала потери урожая фисташки до 30% (Н. В. Кутлунин). Гриб поражает семя, которое сначала темнеет, а затем гнивает,

покрываясь белым налетом аскоспор и почкующихся клеток гриба. Околоплодник не поражается, и орехи внешне выглядят здоровыми. Только расколов их, можно обнаружить признаки заболевания.

В культуре этот вид образует хорошо развитый мицелий и почкующиеся клетки. Диплоидизация происходит в результате слияния клеток мицелия или аскоспор, и зигота развивается в сумку сразу, или сначала из нее вырастают гифы, а уже на них образуются сумки. Смены поколений нет.

Известны также нематоспоры, паразитирующие на других растениях. На хлопчатнике в некоторых районах Африки, Азии, Северной и Центральной Америки встречается нематоспора хлопчатниковая, на фасоли и других растениях — *нематоспора фасолева* (*N. phaseoli*), а на томатах — *нематоспора томатовая* (*N. lycopersici*).

Из дрожжевых представителей семейства спермафторовых наиболее изучен род *дрожжей Мечникова*, или *мечниковия* (*Metschnikowia*). Он объединяет несколько видов, которые четко делятся на две группы по их местообитанию — водные и наземные. Впервые дрожжи этого рода были обнаружены И. И. Мечниковым (1884) в теле дафний из бассейна Парижского ботанического сада.

Дафнии заглатывают с водой дрожжевые сумки со спорами. Под действием желудочного сока оболочки сумок растворяются, а игловидные споры прокалывают стенку кишечника и выходят в полость тела, где прорастают и размножаются почкованием. При этом иногда животное гибнет, дрожжи переходят в состояние спор и вновь попадают в окружающую среду, откуда идет заражение новых экземпляров дафний. Более 80 лет об этих дрожжах дополнительно ничего не было известно. И только в 60-х годах, когда развернулись широкие микробиологические исследования океана, были найдены в теле разных морских беспозвоночных аналогичные дрожжи, описанные как новые виды *мечниковия Крисса* (*M. krissii*) и *мечниковия Зобелла* (*M. zobellii*), названные в честь советского микробиолога А. Е. Крисса, известного исследователя океанов, и американского водного микробиолога К. Зобелла.

В холодных антарктических водах позже была найдена *мечниковия австралийская* (*M. australis*), патогенная для морских креветок *Artemia salina*. Игловидные споры этих дрожжей при созревании резко выбрасываются из булавообразных сумок через отверстие на вершине их. Благодаря такому способу распространения споры легко проникают в полость тела животного.

Среди сухопутных представителей этого рода известны 3 вида мечниковии: *прекраснейшая* (*M. pulcherrima*), *Рейкауфа* (*M. reukaufii*) и *серповидная* (*M. lunata*). Их обнаруживают в нектаре цветов (чаще мечниковия Рейкауфа) или на поверх-

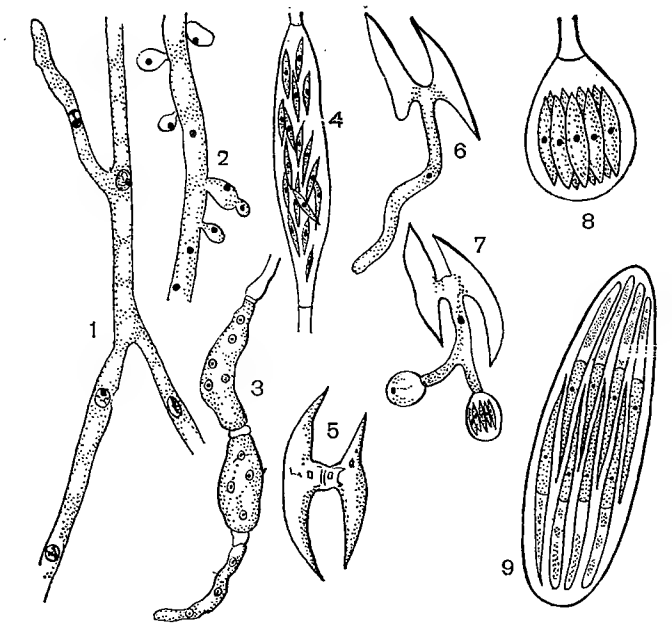


Рис. 67. Спермофторовые. Спермофтора хлопчатника (*Spermophthora gossypii*): 1 — гаплоидный мицелий; 2 — бластоспоры на гаплоидном мицелии; 3, 4 — развитие спорангиев; 5 — слияние спор; 6, 7 — прорастание зиготы; 8 — сумка. Нематоспора фасолева (*Nematospora phaseoli*): 9 — сумка.

ности листьев, плодов и фруктов (*мечниковия прекраснейшая*). Возможно, переносчиками их являются насекомые-опылители. Хотя жизненный цикл этих дрожжей в природе еще полностью не изучен, но по аналогии с водными обитателями

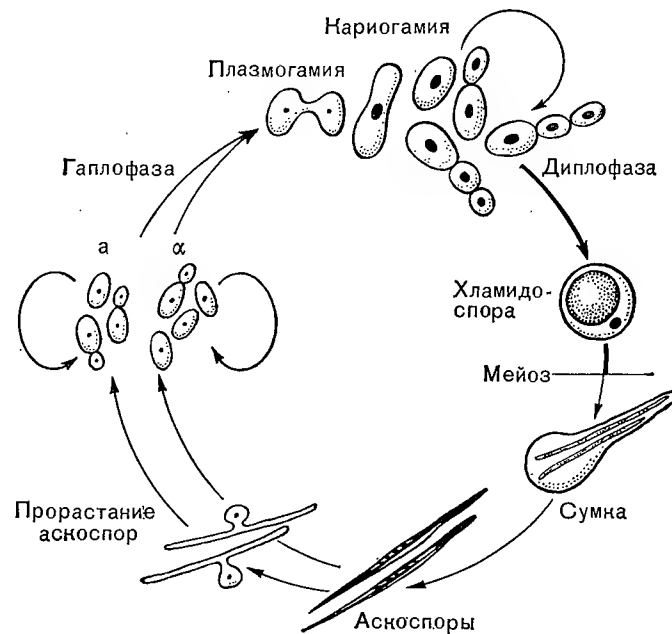


Рис. 68. Цикл развития гриба мечниковия прекраснейшая (*Metschnikowia pulcherrima*).

можно предположить, что часть этого цикла (возможно, связанная с образованием спор) проходит в теле насекомых-переносчиков. Развитие этих дрожжей в чистых культурах в лабораторных условиях показано на рисунке 68. Мечниковия прекраснейшая легко отличается от других дрожжей тем, что образует внеклеточный пигмент пульхерримин, окрашивающий среду (в присутствии железа) в кирпично-красный цвет.

Спермофторовые представляют интересную группу низших аскомицетов, сочетающую примитивные признаки предков (неклеточный гаплоидный мицелий, образование спорангиев, смена поколений в цикле развития) с продвинутыми признаками аскомицетов (клеточный мицелий, образование сумок с фиксированным числом аскоспор). По увеличению продолжительности диплоидной фазы в цикле развития спермофторовые сходны с некоторыми представителями семейства сахаромикетовых.

ПОРЯДОК ТАФРИНОВЫЕ (TAPHRINALES)

Тафриновые грибы — одна из наиболее специализированных групп голосумчатых грибов, представленная единственным семейством тафриновых (Taphrinaceae) с одним родом тафрина (Taphrina), объединяющим около 100 видов, из которых в СССР зарегистрировано свыше 40. Все они являются паразитами высших растений. Тафриновые поражают папоротники, а также цветковые растения, главным образом из семейств Rosaceae, Betulaceae, Fagaceae, Ulmaceae, Aceraceae.

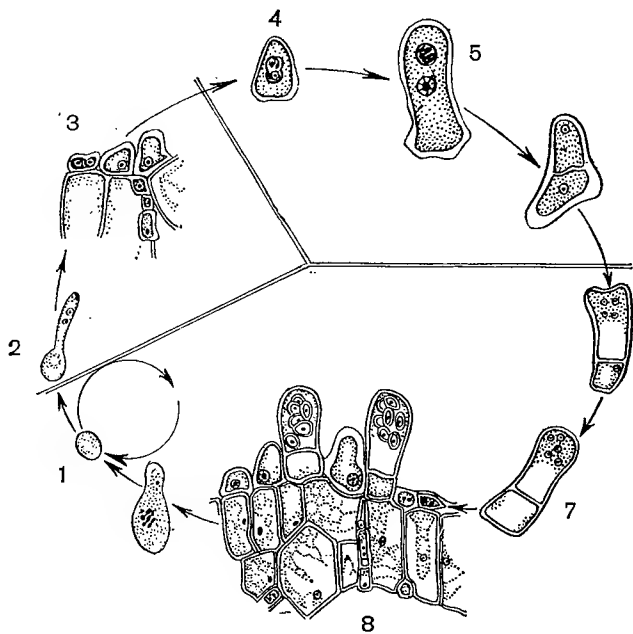


Рис. 69. Цикл развития тафринового гриба.

На зараженных растениях грибы вызывают образование галлов, «ведьминых метел» и иные деформации вегетативных и генеративных органов, а также различного рода пятнистости. Как и у прочих представителей голосумчатых, у тафриновых грибов плодовые тела отсутствуют. Мицелий либо многолетний, зимующий в стеблях, почках или трещинах коры, либо однолетний, разрастающийся в тканях весной после инфекции зимовавшими спорами. Цикл развития тафриновых грибов можно проследить на его типичном представителе — тафрине деформирующей (Taphrina deformans), вызывающей скручивание листьев персика (рис. 69). Заражение осуществляется гаплоидными аскоспорами (рис. 69, 1—3). Разрастаясь между клетками эпидермиса и кутикулой, гифы расчленяются на двухъядерные клетки, в которых между ядрами осуществляется кариогамия, в результате чего образуется диплоидное ядро. В верхней части клеток формируется гифальный вырост, в который это диплоидное ядро и перемещается. Постепенно вырост прорывает кутикулу и преобразуется в сумку, оказывающуюся на поверхности зараженного органа (листа). Сумки имеют цилиндрическую или булавообразную форму высотой 30—45 мкм и шириной 8—12 мкм. В основании сумок располагаются базальные клетки, обычно лишенные протопластов, образовавшиеся в результате деления аскогенной клетки и сохраняющие связь сумки с гифами. Сформированные сумки плотно прилегают друг к другу, образуя более или менее правильный слой, имеющий сходство с гимением высших сумчатых грибов. Однако в отличие от последних гимений тафриновых грибов не заключен в какие-либо специальные плодовые тела. Слой сумок имеет обычно желтый, красный или розовый оттенок, придающий необычную характерную окраску пораженному органу. Диплоидное ядро в сумке после окончания ее формирования трижды делится. В результате таких делений (рис. 69, 4—7) возникает 8 гаплоидных ядер, дающих начало 8 аскоспорам, заключенным в сумку (рис. 69, 8). Аскоспоры большей частью шаровидные, мелкие, диаметром 4—8 мкм. У многих видов эти аскоспоры способны к почкованию непосредственно в сумке, так что количество аскоспор в них может быть весьма значительным (до 64 и более).

Тафриновые грибы бедны морфологическими признаками. Для целей их систематики имеют значения размеры сумок, базальных клеток, аскоспор, число последних в сумке, форма сумок и базальных клеток. Наиболее характерными видовыми признаками тафриновых грибов являются вызываемые ими симптомы поражений у растений. Эти поражения могут быть достаточно глубокими, приводящими к нарушению в нормальном развитии органов и возникновению разнообразных уродств растений.

Установлено, что возникновение деформации у зараженных растений связано со способностью тафриновых грибов выделять вещества с гормональной активностью, а также вещества, вызывающие усиление синтеза фитогормонов самими растениями-хозяевами. Тафриновые грибы выделяют такие фитогормоны, как β -индолилуксусная кислота, и вещества типа цитокининов, а также усиливают их синтез. Вещества типа цитокининов выделяет, например, T. wiesneri. В результате действия фитогормонов в тканях пораженных органов увеличивается активность деления клеток, тормозятся процессы клеточной дифференциации и стимулируется гипертрофия клеток, вследствие чего и возникают деформации зараженных органов, изменения их величины по сравнению с нормальными. Подобное изменение наиболее заметно при поражении плодов. Например, тафрина сливовая (T. pruni) — возбудитель «кармашков» сливы, вызывающая увеличение плодов этого растения более чем в 4 раза (рис. 70).

Тафриновые распространены преимущественно в умеренном поясе, заходя в северные широты до пределов распространения растений-хозяев. В то же время встречаются они практически на всех континентах, где произрастают подходящие для заражения растения. Однако в районе тропиков наименее изучен видовой состав тафриновых грибов.

Многие тафриновые являются паразитами дикорастущих и культивируемых косточковых пород — терна, вишни, черешни, алычи, персика, миндаля, абрикоса, а также боярышника, березы, тополя, дуба, ольхи и клена. Таким образом, данная группа грибов имеет существенное значение для хозяйства человека.

Ряд видов тафриновых наносит значительный вред плодоводству. Например, среди возбудителей персика наиболее опасной является тафрина деформирующая, указанная ранее, распространенная почти по всему земному шару. Этот гриб вызывает болезнь, известную как курчавость листьев. Листья, зараженные грибом при распускании почек, морфологически недоразвиваются, увеличиваются почти в 2 раза по сравнению с незараженными, хотя жилки у них обычно остаются укороченными. Особенно разрастаются те листья, которые находятся в нижней части зараженных однолетних побегов. Вследствие увеличения числа делений клеток паренхимы пластинки листьев утолщаются и становятся хрупкими. Устьица у них теряют способность закрываться, что препятствует нормальному дыханию и испарению. В пораженных листьях увеличивается содержание воды, которое на 10—16% может быть большим, чем нормальное. Больные листья хорошо отличимы по их волнистой поверхности, а также по окраске, которая вначале бывает желто-зеленой, затем янтарной, розовой или розово-бурой. Содержание хлорофилла в зараженных листьях



Рис. 70. «Кармашки» сливы.

вначале уменьшается, а затем он полностью разрушается. Буреющие листья быстро опадают, причем обычно начиная с основания пораженных побегов. До опадения, через 10—12 суток после первых проявлений болезни, на нижней стороне листовых пластинок можно увидеть образование сумок, причем мицелий гриба в листьях распространяется между кутикулой и эпидермисом.

Осень и зиму до весеннего распускания почек аскоспоры переживают в трещинах коры и под чешуйками почек, причем наиболее опасны при весеннем заражении споры, сохраняющиеся непосредственно в почках. Весной в почках происходит копуляция гаплоидных аскоспор, в результате чего возникает двухъядерный мицелий, гифы которого заражают листья. Существенно, что возбудитель курчавости способен заразить только молодые листья. Последние через две недели после начала распускания приобретают устойчивость к грибу. Можно отметить опасность использования для прививок черешков от зараженных деревьев, так как мицелий, находящийся в них, может заразить здоровые деревья. Пораженные побеги (в первую очередь однолетние) необходимо обрезать и уничтожать.

Помимо листьев деформирующая тафрина заражает также стебли и плоды. Стебли при этом желтеют, искривляются и утолщаются. У них разрастается паренхима коры, нарушается строение проводящих пучков, а зараженные стебли, начиная от верхушки, постепенно засыхают или отмирают при заморозках. Плоды на зараженных побегах недоразвиваются и деформируются. У них

появляются тканевые разрастания, и они, как и листья, опадают.

При сильном заражении, когда деревья оголяются, в течение лета образуется новая листва. Это приводит к нарушению нормального развития цветков и плодов, так как связано с неправильным использованием питательных веществ, и, следовательно, к уменьшению урожая. На второй год после заражения плодоношение очень ослаблено, а нередко и полностью отсутствует. Через несколько лет зараженные деревья погибают.

Распространению гриба благоприятствует понижение температуры и весеннее повышение относительной влажности. Следует отметить, что не все сорта персика поражаются одинаково. Например, такие сорта, как Пушистый ранний, Большой миньон и Рочестер, относительно устойчивы к этому паразиту. У вишни курчавость листьев, сходную с курчавостью листьев персика, вызывает *тафрина малая* (*T. minor*), а у миндаля — *тафрина миндаля* (*T. amygdali*).

Большой урон плодоводству наносит тафрина сливовая, поражающая сливу, вишню, алычу, а также терн и черемуху. Ее гифы, возникающие при прорастании почкующихся аскоспор, проникают через цветоножки в завязь и при благоприятных условиях — повышенной влажности и температуре 17—19 °C — во время цветения, т. е. через две недели или месяц после заражения, вызывают появление уродливых плодов. Первые признаки заболевания появляются через 12—15 суток после цветения. Зараженные плоды постепенно покрываются беловатым восковидным налетом — сумчатым спороношением. Разрастается перикарпий плода, а косточка и зародыш не образуются: вместо них возникает обширная полость. За сходство с раздутыми кармашками болезнь, вызываемая этой тафриной, названа «кармашками плодов» или «дутыми плодами» (рис. 70). Пораженные плоды к концу лета подсыхают и опадают с деревьев. В пищу они непригодны — необходимо их собирать и уничтожать. Сливовая тафрина вызывает не только уродство плодов. При исследовании зараженной ею черемухи было обнаружено, что этот гриб приводит к возникновению махровых цветков, утолщению чашелистиков и тычинок. Зимует гриб в трещинах коры, в почках и тканях зараженных побегов.

Опасную болезнь, известную под названием «ведьмина метла», вызывают грибы: у вишни — *T. wiesneri*, а у сливы — *T. insititiae*. Мицелий этих грибов многолетний. Он сохраняется в коре, лучах древесины и в сердцевине, вызывая возникновение густых скоплений побегов утонченных и укороченных, нередко сильно разветвленных и почти никогда не плодоносящих. Такие побеги несут мелкие, неправильной формы листья, опадающие раньше здоровых. «Ведьмины метлы» особенно хорошо заметны весной, так как они раньше покрываются листочками, чем здоровые

ветви. Зараженные «ведьмиными метлами» деревья ослабляются, у них резко снижается урожай плодов. Поражение этими грибами, как и другими тафриновыми, приводит к ослаблению жизнеспособности зараженных растений, в результате чего они заселяются и иными видами грибов — вторичными патогенами.

Своеобразное заболевание у груши вызывает гриб *T. bullata*. Это заболевание проявляется в виде пузыревидных пятен на листьях, что уменьшает их фотосинтезирующую поверхность и вследствие этого ослабляет зараженные деревья. Аскоспоры образуются на пораженных листьях с их нижней стороны.

Большой вред тафриновые грибы наносят лесу. На листьях различных видов тополя часто можно видеть округлые пузыревидные вздутия бурого или золотисто-желтого цвета, вызываемые грибом *T. populina*. Этот паразит развивается весной на молодых листьях, образуя сумки на нижней, вдавленной поверхности вздутый.

На черной ольхе ранней весной деформацию листьев вызывает *T. tosquinetti*. Листовая пластинка при этом становится волнистой и покрывается сероватым налетом, состоящим из сумок и спор гриба.

T. polyspora вызывает деформацию и некроз листьев у клена татарского. Заболевание проявляется ранней весной вскоре после распускания листьев, на которых заметны вздутия фиолетового или серого цвета. На поверхности вздутый формируется слой сумок, содержащих споры. Летом ткани листьев, прилегающие к вздутиям, некротизируются, т. е. отмирают, при этом некроз может охватить значительную часть листа. Некроз листьев весьма опасен для молодых деревьев клена, так как ослабляет их, а подчас и вызывает их полное засыхание.

Деформацию листьев разных видов березы вызывают несколько видов тафрин: *T. betulina*, *T. autumnalis*, *T. carnea*.

Более заметны и приносят больший вред тафриновые грибы, вызывающие на лесных деревьях образование «ведьминых метел». На березе «ведьмины метлы» образует *T. betulina*. Они бывают весьма крупные, диаметром до 3 м. Нередко на одном дереве образуется их до 25. Механизм образования «ведьминых метел» на березе в целом сходен с таковым у тафины деформирующей. Споры возбудителя, попадая в ранки ранней весной, формируют мицелий. Последний проникает в живые клетки древесины, стимулируя их к активному делению. Спящие почки, располагающиеся в пораженном побеге, трогаются в рост, давая таким образом начало новым побегам. Мицелий из древесины ветвей перемещается в эти новые побеги и листья, на которых в дальнейшем осуществляется формирование сумок. Такого рода «ведьмины метлы» не являются, конечно, украшением парков, и с ними ведется борьба — обрезка за-

раженных ветвей и обмозка ран садовой замазкой.

«Ведьмины метлы», вызываемые тафриновыми грибами, встречаются также на других деревьях. На клене их вызывает *T. ascerina*, на грабе — *T. carpini*, на белой ольхе — *T. epiphylla*. Однако во всех этих случаях метлы не столь велики, как метлы на березе, и вред от них незначителен.

У некоторых лесных пород тафриновые грибы поражают цветки и плоды. Сережки ольхи поражает *T. alni*. Под воздействием мицелия этого гриба весной происходит разрастание чешуй сережек, в результате чего последние деформируются. При заболевании сережек тополя, вызываемом *T. rhizophora*, наблюдается заметное вздутие плодиков сережек, золотисто-желтый оттенок в результате образования на их поверхности слоя сумок. У осины подобное заболевание вызывает *T. johansonii*, а у боярышника — *T. crategi*. У зараженных цветков обычно разрастается околоцветник, а у плодов — перикарпий, причем семена и зародыши недоразвиваются. Воротами заражения у лесных пород нередко оказываются повреждения, вызываемые насекомыми.

Борьба с тафриновыми грибами нелегкая, так как их мицелий постоянно находится в ткани растений-хозяев. В целях ограничения заражения рекомендуется раны на деревьях замазывать садовой замазкой, обрывать и уничтожать пораженные побеги и плоды, а заболевшие деревья обрабатывать фунгицидами. Для борьбы с возбудителем курчавости листьев ранней весной и осенью персики опрыскивают 4%-ной бордоской жидкостью или 0,75%-ным медным купоросом. Осенью и зимой также можно бороться с этим грибом, опрыскивая персики 1%-ным нитрофеном или 5%-ным тиовитом.

Против возбудителя «кармашков» неплохо применять опрыскивание сливы бордоской жидкостью, причем ранней весной в 2%-ной, а в летнее время в 1%-ной концентрации. Эти же препараты можно использовать и против возбудителя курчавости груши — *T. bullata*. Для борьбы с возбудителем «ведьминых метел» черешни и сливы применяют 1%-ную бордоскую жидкость или 0,3—0,4%-ную хлористую окись меди.

Тафриновые грибы — одна из наиболее древних групп паразитических грибов. Некоторые микологи, например С е в и л ь, рассматривают ее как исходную в возникновении основных таксонов сумчатых и базидиальных грибов. В пользу такой точки зрения свидетельствуют примитивные черты ее организации, а также обитание представителей тафриновых грибов на древних видах папоротников.

Порядок тафриновых органично связан с порядком протомицетовых грибов, которые нередко включают в порядок Taphrinales как особое семейство.

ПОРЯДОК ПРОТОМИЦЕТОВЫЕ (PROTOMYCETALES)

Этот небольшой по объему порядок объединяет 6 родов с 20 видами. Все его представители — паразиты растений, не имеющие существенного хозяйственного значения. Круг хозяев этих грибов ограничен и включает виды зонтичных и сложноцветных. *Миксия чистоустовая* (*Mixia osmundae*), положение которой в этом порядке вызывает сомнения, паразитирует на папоротниках из рода *Osmunda*.

Протомицетовые заражают листья, стебли, цветки, плоды и другие надземные части растений, однако у многих видов этого порядка хорошо выражена органотропная специализация. Часто наблюдается гипертрофия пораженных тканей, проявляющаяся в образовании галлов, или вздутий. Виды рода *протомицес* (*Protomyces*) образуют небольшие галлы на стеблях, черешках и жилках листьев растений-хозяев, а виды *протомикопсис* (*Protomycopsis*), *таффридиум* (*Taphridium*) и *волкартия* (*Volkartia*) — пятна на листовых пластинках.

Внедряясь в растение, протомицетовые образуют в его тканях или под эпидермисом межклеточный мицелий, состоящий из крупных многоядерных клеток. На нем интеркалярно (вставочно по ходу гифы) или на концах гиф формируются многочисленные аскогенные клетки, иногда называемые также хламидоспорами. Они имеют шаровидную или почти шаровидную форму, часто становясь угловатыми вследствие давления окружающих тканей хозяина, и обычно утолщенную многослойную клеточную стенку. Число ядер в них колеблется от 50 (*Protomyces macrosporus*) до 100—300 (*Burenia inundata*), а их диаметр — от 17 до 73 мкм. Аскогенные клетки протомицеса, протомикопсиса и *бурении* (*Burenia*) располагаются рассеянно в глубине тканей хозяина; у таффридиума и волкартии — под его эпидермисом; у миксии — в стенках эпидермальных клеток.

У протомицеса и протомикопсиса аскогенные клетки прорастают после периода покоя продолжительностью около 7 месяцев и функционируют как покоящиеся споры, служащие для перезимовки гриба. У представителей других родов этого порядка они прорастают сразу после образования.

При прорастании аскогенная клетка набухает, а ее гомогенная цитоплазма дифференцируется на центральную и периферическую зоны. У видов из родов протомицеса, протомикопсиса и волкартии происходит разрыв наружного слоя ее оболочки, а содержимое, одетое эластичным внутренним слоем оболочки, образует пузырь, в центре которого находится вакуоль, а по периферии — ядра. Цитоплазма постенного слоя раскалывается на одноядерные участки, в каждом из которых происходит мейотическое деление ядра и обра-

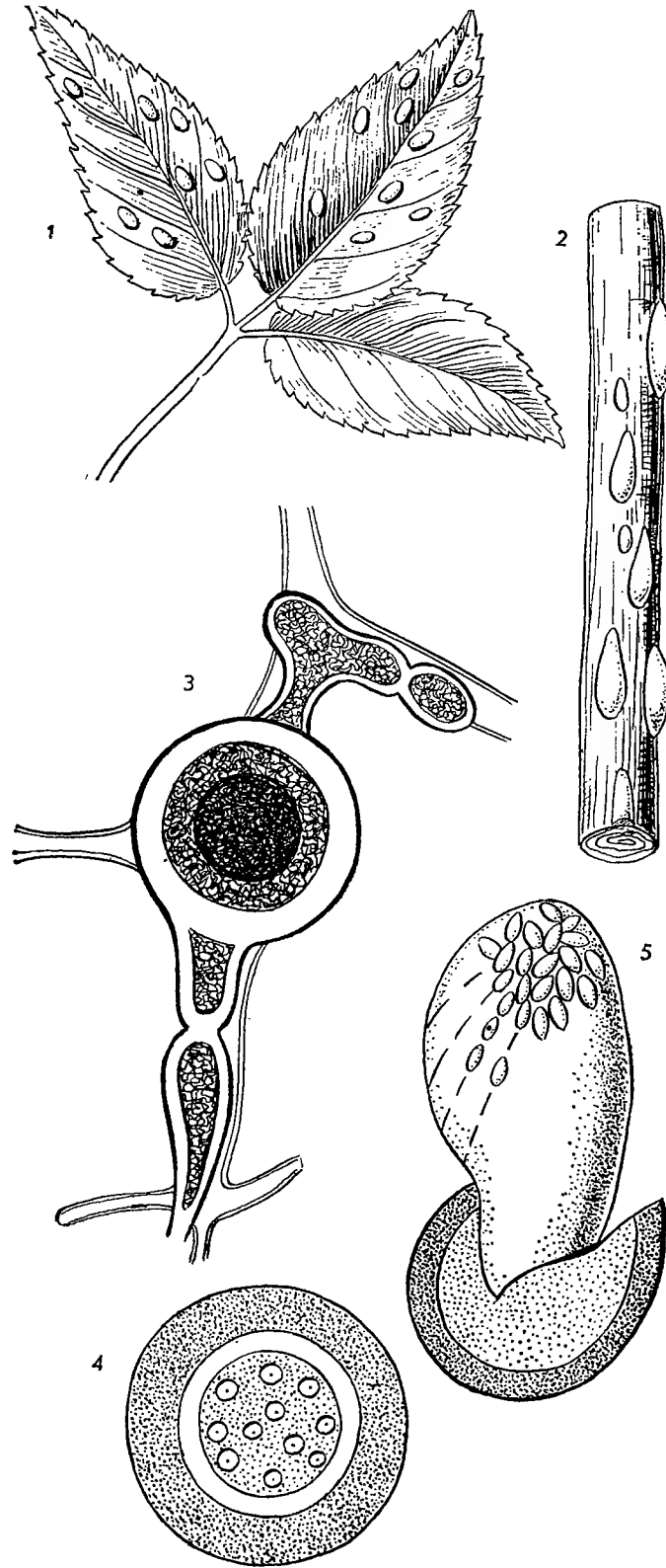


Рис. 71. Протомицес крупноспоровый (*Protomyces macrosporus*):
1 — пораженный лист сныти; 2 — пораженный стебель сныти; 3 — образование хламидоспоры; 4 — хламидоспора; 5 — синаск.

зуются 4 гаплоидные аскоспоры. Созревшие аскоспоры собираются на вершине пузыря. Вследствие гидролиза гликогена эоплазмы, оставшейся после формирования аскоспор, в пузыре повышается тургорное давление, происходит разрыв его оболочки и освобождение аскоспор.

У бурении и тафридиума пузырь не образуется и аскоспоры формируются внутри аскогенных клеток. После выхода из пузыря или аскогенной клетки аскоспоры копулируют попарно и развивающийся из зиготы диплоидный мицелий заражает растения. Копуляция аскоспор наблюдалась у протомицеса, тафридиума и волкартии. У некоторых из них обнаружен биполярный гетероталлизм. В культуре на питательных средах как аскоспоры, так и диплоидные клетки, образовавшиеся в результате их копуляции, почкуются и образуют дрожжеподобные колонии.

Пузырь, или аскогенную клетку, протомицетовых часто называют *синаском* — сложной сумкой, трактуя каждый участок цитоплазмы с ядром, делящимся мейотически, как голую сумку, лишенную клеточной стенки. Сумки такого типа известны и в других группах аскомицетов, например у некоторых микроасковых (с. 124).

Центральный род порядка — *протомицес* (*Protomyces*), объединяющий 15 видов, образующих шаровидные аскогенные клетки (обычно в глубине тканей растения). Наиболее распространенный вид этого рода — *протомицес крупноспоровый* (*P. macrosporus*). Он часто встречается в умеренной зоне на сныти и других зонтичных, например борщевике, тмине, кориандре, пастернаке, цикуте.

На листовых жилках и черешках, а также на стеблях растения-хозяина образуются мелкие пузыревидные галлы (рис. 71). На срезах можно видеть мицелий гриба, проходящий по межклеткам растения-хозяина, и многочисленные крупные шаровидные аскогенные клетки, одетые оболочкой с толстым коричневым экзоспорием и тонкими мезоспорием и эндоспорием.

Другой распространенный вид этого рода — *протомицес толстокожий* (*P. pachydermus*). Он паразитирует на лекарственном одуванчике и других сложноцветных, вызывая у них образование опухолей на листьях и цветоносах.

Изучение цикла развития у видов протомицеса затруднено тем, что их аскогенные клетки требуют периода покоя и плохо прорастают на питательных средах в лаборатории. Поэтому он был подробно исследован у вида близкого рода — *бурении пойменной* (*Burenia inundata*), вызывающей образование небольших галлов на черешках и листьях сельдерея и других зонтичных, распространенных в странах Европы. У видов этого рода аскогенные клетки освобождаются из тканей растения-хозяина в период его вегетации в результате разрыва галлов и прорастают сразу, без периода покоя. В лаборатории они прорастают уже

через неделю в капле воды или на влажной фильтровальной бумаге.

Мицелий этого гриба, как и крупноспорового протомицеса, распространяется по межклеткам растения, где и образует аскогенные клетки. Зрелые аскогенные клетки содержат до 100—300 ядер и бывают диаметром до 500 мкм. При образовании аскоспор цитоплазма аскогенной клетки с ядрами сдвигается к периферии, а ее центр занимает большая вакуоль. Аскоспоры формируются внутри наружной оболочки аскогенной клетки или в пузыре, выступающем из нее. Их бывает в одном синаске до 1000. Аскоспоры гаплоидны и содержат одно ядро. Мейоз при их образовании цитологически не доказан, но содержание ДНК в ядрах аскоспор в два раза меньше, чем в ядрах мицелия, что косвенно на него указывает (В а л д о н и др., 1962).

Аскоспоры сливаются попарно и освобождаются из оболочки. Попадая на растение, они прорастают, и мицелий внедряется через эпидермис в ткани растения.

Одиночные гаплоидные аскоспоры, попав на листья, обильно почкуются, но не образуют мицелия и не могут заражать растения.

В клеточных стенках пойменной бурении и некоторых видов протомицес хитин не обнаружен. Они содержат глюкан и маннан и сходны по составу с клеточными стенками некоторых дрожжей.

У тафридиума и волкартии аскогенные клетки не залегают в беспорядке в глубине тканей, как у предыдущих родов, а образуют слой под эпидермисом. У наиболее распространенного из этих грибов *тафридиума зонтичных* (*Taphridium umbelliferarum*), вызывающего искривления и вздутия на листьях борщевика и горчичника, при прорастании аскогенных клеток синаски располагаются слоем, напоминая сумки тафриновых. Ас-

когенные клетки прорастают без периода покоя, а зимует мицелий в корневиках растений.

По характеру поражения тафридиум напоминает тафриновые грибы. Чистоустовая миксия, встречающаяся на папоротниках из рода *Osmunda* в Северной Америке и Японии, вызывает образование на листьях папоротников слегка вздутых желто-коричневых пятен. Гифы врастают в клеточные стенки эпидермиса растения и образуют в них тонкостенные хламидоспоры. При их прорастании развиваются выросты, прорывающие наружный слой стенки эпидермиса, и образуют, как у тафридиума, слой сумок. Цитоплазма располагается в постенном слое и отделяется перегородкой от центральной части выроста. В результате этого образуется колонка, как в спорангиях мукоровых. После развития спор оболочка разрушается и они свободно лежат на колонке.

Положение порядка протомицетовых в системе до сих пор остается спорным. На его связь с аскомицетами указывает строение клеточной стенки, имеющее сходство с дрожжами, а также продолжительная диплоидная фаза в цикле развития, характерная и для некоторых дрожжей. Прорастающие хламидоспоры протомицетовых можно считать сложной сумкой, так как в них происходит мейоз, а затем образование эндогенных спор, как и в сумках аскомицетов.

Некоторые микологи возражали против такой трактовки на том основании, что хламидоспоры протомицетовых представляют покоящиеся структуры. Но образование покоящихся хламидоспор и затем развитие из них сумок можно рассматривать как приспособление этих грибов к перезимовке или выживанию в неблагоприятных условиях.

У высших аскомицетов такую функцию часто выполняют плодовые тела, развитие которых начинается в конце периода вегетации, а сумки с аскоспорами созревают после перезимовки.

ПОДКЛАСС ЭУАСКОМИЦЕТЫ (EUASCOMYCETIDAE)

У эуаскомицетов сумки образуются в настоящих плодовых телах — аскокарпах, развивающихся по аскогимениальному типу. Образование перидия (оболочки) такого плодового тела происходит после плазмогамии. Гаплоидные вегетативные гифы оплетают развивающиеся аскогенные гифы и сумки, образуя плотную покровную ткань. Лишь у немногих примитивных представителей этого подкласса сумки образуются группами или пучками на мицелии и не окружены перидием или перидий плодового тела представляет очень рыхлое, просвечивающее сплетение гиф, например роды *биссохламис* (*Byssochlamys*) и *аскодесмис* (*Ascodesmis*).

По строению различают три типа плодовых тел — клейстотетий, перитеций и апотетий.

Клейстотеции — округлые, полностью замкнутые плодовые тела, содержащие только сумки, стерильные элементы (парафизы) в них отсутствуют. Сумки в клейстотециях располагаются в беспорядке во внутренней плектенхиме (порядок эуорониевые) или образуют пучок или слой (порядок мучнисторосные, рис. 72). Созревшие аскоспоры освобождаются из клейстотеция или после разрушения перидия, или в результате его разрыва под давлением набухающих сумок. У некоторых грибов (например, *Sphaerotheca savoyi*, *Batistia annulipes*) перидий вскрывается в строго определенном месте, по швам. У групп с прототуникатными сумками освобождение аскоспор из клейстотециев всегда происходит пассивно. Для мучнисторосных, образующих в клей-

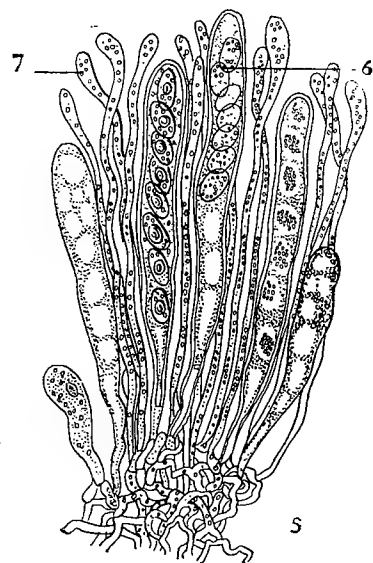
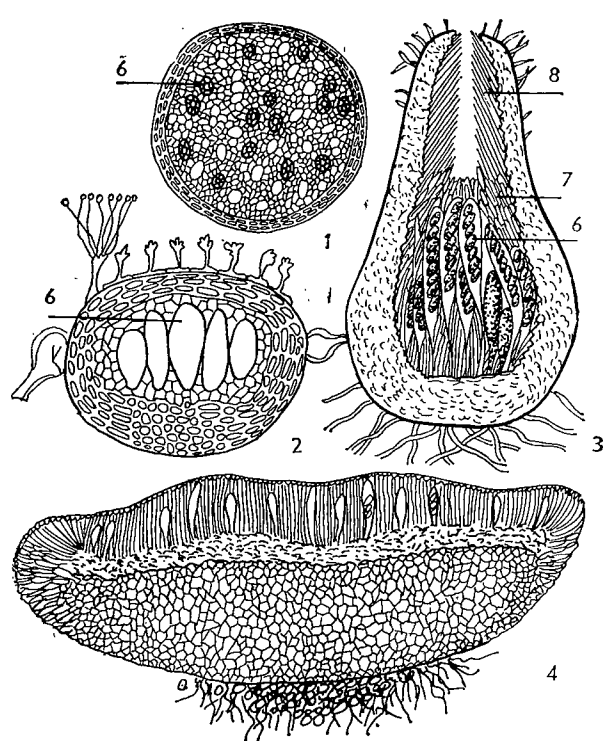


Рис. 72. Плодовые тела эуаскомицетов: 1, 2 — клейстотеций; 3 — перитеций; 4, 5 — апотеций; 6 — сумка; 7 — парафизы; 8 — перифизы.

стотециях унитарные сумки, характерно активное выбрасывание аскоспор. Сумки с созревшими аскоспорами набухают, и их давление разрывает перидий клейстотеция. Сумки выступают из плодового тела или даже выдавливаются или выбрасываются из него. Дальнейшее набухание сумок вызывает их разрыв, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Перитеции — полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине (рис. 72). Перидий обычно хорошо развит, плотный, с различной окраской (от яркой или светлой до черной) и консистенцией (от мягкой, мясистой до твердой, углистой). Со дна перитеция пучком или слоем поднимаются сумки, обычно булавовидные или цилиндрические. Между сумками развиваются стерильные элементы — парафизы или апикальные парафизы. Настоящие парафизы вырастают в полость перитеция между сумками от внутренних слоев его основания. Они свободны на концах, простые или ветвящиеся. У грибов порядка *гипокрейнные* (Hypocreales) в перитециях образуются апикальные парафизы — стерильные гифы, вырастающие в полость перитеция сверху (с «потолка») к его основанию. Сумки в этом случае вырастают между апикальными парафизами. Кроме парафиз, в перитеции имеются перифизы — нитевидные короткие гифы, расположенные в носике перитеция и направленные к выходу. Сумки, парафизы и внутренние ткани перитеция называют его центром. Развитие центра перитеция — важный систематический признак, используемый при разграничении порядков.

Выбрасывание аскоспор из перитециев обычно происходит активно. Упорядоченное расположение сумок в перитеции позволяет им поочередно, удлиняясь за счет растяжения оболочки или роста достигать отверстия перитеция и выбрасывать споры на расстояние до 20 см (рис. 73). У некоторых эуаскомицетов аскоспоры выбрасываются из сумки не все одновременно, а поочередно, например у грибов рода *кордицепс* (Cordyceps). Наконец, у диапортовых сумки имеют короткую, быстро растворяющуюся ножку и в зрелости свободно лежат в слизи в полости перитеция. При набухании сумок в перитеции создается давление и они поочередно выталкиваются к отверстию перитеция и выбрасывают аскоспоры. Такой механизм обеспечивает быстрое освобождение аскоспор из перитециев с длинной шейкой. У *Endothia parasitica*, например, за час из перитеция выбрасывается около 14 000 аскоспор. Лишь у немногих аскомицетов в перитециях образуются прототунчатые сумки. В этом случае зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь. При ее набухании эта споровая масса выдавливается через носик перитеция и образует у его устья капелючку или длинную нить, например у грибов из

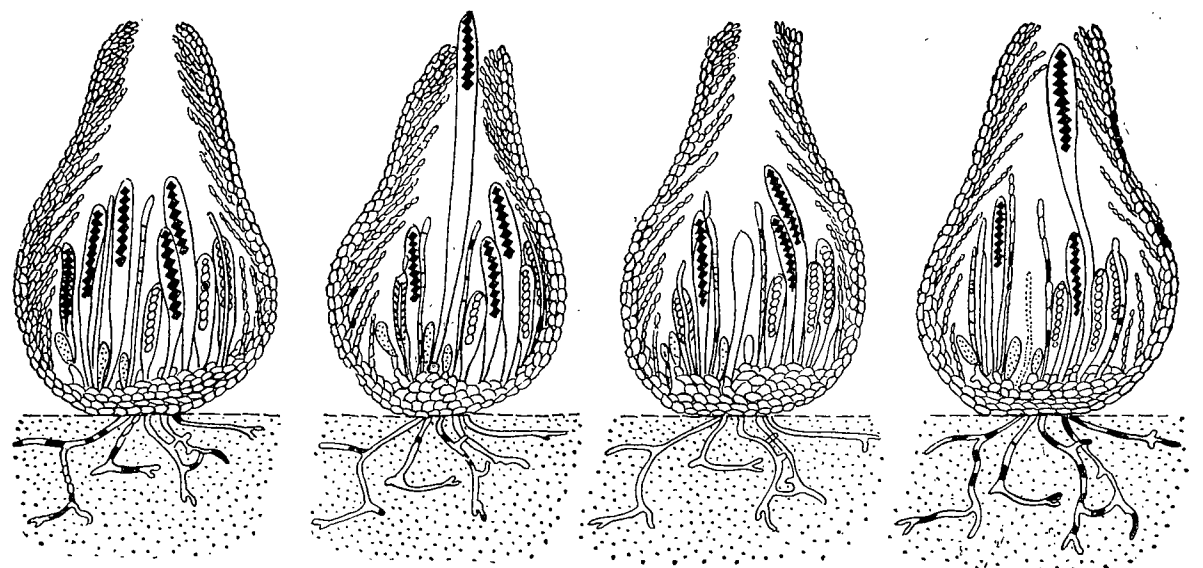


Рис. 73. Выбрасывание аскоспор из перитеция сордари.

родов *хетомииум* (Chaetomium), *цератоцистис* (Ceratocystis), *микроаскус* (Microascus).

Апотеции — широко открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидные, дисковидные или чашевидные. На их верхней стороне располагается слой сумок и парафиз, называемый гимением (рис. 72). Под гимением находится тонкий слой переплетающихся гиф — субгимений, или гипотеций. Мясистая стерильная часть апотеция — эксципул — состоит из двух частей — внешнего эксципула, образующего оболочку апотеция, и внутреннего, или медулярного, эксципула (мякоти). У некоторых аскомицетов мякоть в апотециях отсутствует.

Выбрасывание аскоспор из апотеция происходит активно. Расположение сумок широко открытым гимением дает возможность одновременного выбрасывания аскоспор из многих сумок в виде «взрыва» или «залпа». При прикосновении к крупным апотециям пецицовых можно видеть над ними легкое облачко выброшенных аскоспор и даже слышать характерный щелчок. Лишь у немногих эуаскомицетов, образующих апотеции, происходит последовательное освобождение аскоспор из сумок, например у видов *геоглоссум* (Geoglossum). Аскоспоры выбрасываются из апотециев на расстояние 0,5—20 см, а у некоторых видов — до 60 см.

Строение апотециев у некоторых групп эуаскомицетов отличается от типичного. Они могут быть булавовидными у *геоглоссума* (Geoglossum), дифференцированными на шляпку и ножку у *сморчков* и *строчков* (Morchella, Verpa, Gyromitra), иметь вид лопаточки у *спатулярии* (Spha-

thularia). У трюфельных в связи с обитанием под землей апотеций вторично замкнутые.

Апотеций — наиболее совершенный тип плодового тела аскомицетов, обеспечивающий максимальную продукцию аскоспор и их активное выбрасывание на большое расстояние.

Плодовые тела эуаскомицетов обычно мелкие. Размеры клейстотециев и перитециев не превышают 1—2 мм. Апотеции — более крупные плодовые тела, их размеры — от долей миллиметра до 15—20 см, а у некоторых грибов и более крупные.

У многих эуаскомицетов плодовые тела образуются не на мицелии, а на стромах различного размера, окраски и консистенции, состоящих из переплетения гиф. Однако и в этом случае каждое плодовое тело имеет собственный перидий, хотя бы на ранних стадиях развития.

Система эуаскомицетов основана на строении плодовых тел, типе развития центра перитеция (у пиреномицетов), строении сумок, наличии и характере стромы. В современной системе эуаскомицеты часто для удобства делят на группы порядков, соответствующим типом плодовых тел и сумок.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ПЛЕКТОМИЦЕТЫ

Плодовые тела — клейстотеции, реже перитеции с беспорядочно расположенными прототунчатными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное. Группа объединяет 5 порядков: *ас-*

косферовые (Ascosphaerales), онигеновые (Onygenales), эуроциевые (Eurotiales), элафомицетовые (Elaphomycetales) и микроасковые (Microascales).

ПОРЯДОК АСКОСФЕРОВЫЕ (ASCOSPHERALES)

Этот порядок объединяет всего 3 рода с 8 видами. Все представители рода *аскосфера* (Ascosphaera) — паразиты насекомых. Грибы единственного вида второго рода — *беттсия ульевая* (Bettsia alvei) — развиваются в ульях на перге.

Широко распространенная в Европе *аскосфера пчелиная* (Ascosphaera apis) — обычный паразит на личинках медоносной пчелы. Паразит вызывает у пчел заболевание, называемое пчеловодами известковой или каменной деткой. Заражая личинки, гриб вызывает их гибель, а затем мумификацию. Мумии очень твердые, имеют серовато-белую окраску и выглядят как известковые, откуда и произошло название болезни.

Заболевание пчел, вызываемое этим грибом, было впервые обнаружено в Германии в начале нашего века. Сейчас это один из основных возбудителей микозов пчел в Европе. Во Франции, например, при обследовании ульев в 1971 г. было установлено, что в 86% случаев микозы пчел вызываются именно этим видом.

Цикл развития пчелиной аскосферы хорошо изучен. Мицелий гриба имеет типичные для аскомицетов септы, его клеточные стенки содержат хитин. Все виды аскосферовых, за исключе-

нием *аскосферы темной* (Ascosphaera atra), гетероталличны, и у них наблюдается половой диморфизм (морфологический гетероталлизм), необычный для аскомицетов. Мицелии разного пола хорошо различаются по окраске. При развитии совместимых мицелиев на одном из них образуются аскогони с трихогинами, сливающимися с вегетативными клетками мицелия противоположного пола. Затем из аскогона развивается своеобразная спороносная структура, называемая спороцистом. Аскогон разрастается, протопласт внутри него одевается оболочкой и образует аскогенные гифы из двухъядерных клеток. На них по способу крючка образуются сумки, собранные в округлые группы. К моменту созревания аскоспор стенки отдельных сумок разрушаются, но их группы одеваются собственной тонкой оболочкой. Одновременно с развитием сумок оболочка аскогона хитинизируется и приобретает оливковую или темно-коричневую окраску.

В зависимости от субстрата и температуры зрелый спороцист имеет размеры 45—120 мкм. Он содержит шаровидные комки аскоспор, освобождающихся после разрыва его оболочки (рис. 74). Аскоспоры имеют клейкую поверхность, что облегчает их распространение насекомыми.

Подобное «известковой детке» пчел заболевание личинок листогрызущих пчел вызывает гриб *Ascosphaera proliperda*, обнаруженный в теплицах Дании. Предполагают, что для видов аскосферы характерна довольно узкая видовая специализация.

В отличие от аскосферы ульевой беттсии развивается сапротрофно в ульях на собранной пчелами пыльце, за что она получила у пчеловодов название пылевой плесени. Гриб плохо развивается при температуре выше 20 °С и встречается в ульях в основном с осени до весны. Развитие спороциста у этого вида сходно с описанным выше, но сумки не соединяются в комки, и после разрушения их оболочек аскоспоры свободно лежат в спороцисте. В цикле развития ульевой беттсии присутствует конидиальная стадия, неизвестная в роде аскосфера.

Систематическое положение аскосферовых, как и порядка протомицетовых, неясно. По образованию аскогенных гиф, развитию сумок по способу крючка они сходны с высшими аскомицетами. Поэтому многие микологи относят их к плектомицетам.

Однако у всех плектомицетов образуются настоящие плодовые тела — клейстотеции или перитеции с оболочкой (перидием) гифенного строения. У аскосферовых функции перидия выполняет уплотненная оболочка аскогона. В связи с этим формально порядок аскосферовых ранее относили к гемиаскомицетам, для которых характерно отсутствие плодовых тел.

Иногда спороцист аскосферовых называют синаском, по аналогии со спороносной структурой



Таблица 9. Мучнисто-росяные грибы (пораженные растения и плодоношения грибов):

1 — мучнистая роса яблони (возбудитель — *Podosphaera leucotricha*); 2 — мучнистая роса дуба (возбудитель — *Microsphaera alphitoides*); 3 — мучнистая роса флокса (возбудитель — *Erysiphe cichoracearum*).

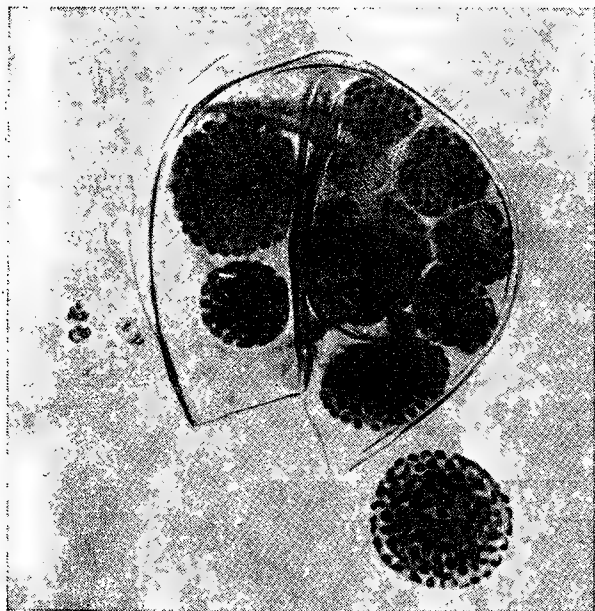


Рис. 74. Аскосфера пчелиная (Ascosphaera apis). Сумки в спороцисте



Таблица 15. Фацидиевые грибы:

1 — сосна, пораженная болезнью снежное шютте; 2 — характер поражения хвоинок болезнью снежное шютте; 3 — гриб лофодермий сосновый (*Lophodermium pinastri*) на сосне; 4 — лист клена, пораженный черной пятнистостью (возбудитель — *Rhytisma acerinum*); 5 — хвоя сосны, пораженная грибом гиподермелла бороздчатая (*Hypodermella sulcigena*).

протомицетовых, однако это сходство лишь внешнее. По циклу развития, характеру формирования сумок, а также химизму клеточных стенок эти порядки существенно различаются. Обе группы узкоспециализированы (паразиты растений и паразиты насекомых) и, вероятно, представляют сленные эволюционные ветви, происходящие от примитивных первичных аскомицетов (порядок *Ascosphaerales*) или общих с аскомицетами предков (порядок *Protomycetales*).

В порядок аскоферовых сейчас часто включают семейство *монасковых* (*Monascaceae*). У представителей этого семейства образуются типичные клейстотеции с хорошо выраженным тонким перидием клеточного строения, отличающиеся от аскокарпов аскоферовых. Однако к моменту созревания аскоспор стенки сумок у них разрушаются, но масса аскоспор одевается, как у видов аскофера, тонкой оболочкой, образующей как бы одну большую сумку.

Виды рода *монаскус* (*Monascus*), вызывающие плесневение различных растительных продуктов, образуют колонии с характерной красной или пурпурной окраской, обусловленной пигментом монасцином. На концах гиф мицелия у грибов этого рода развиваются шаровидные клейстотеции с перидием из рыхло переплетающихся гиф. Стенки сумок быстро разрушаются, и зрелый клейстотеций содержит массу аскоспор, окруженных тонкой оболочкой. Наиболее известный вид — *монаскус красный* (*Monascus ruber*) — встречается на гнилых яблоках и других растительных субстратах. Другой вид этого рода — *монаскус пурпурный* (*M. purpureus*) — используется в Юго-Восточной Азии для получения окрашенного риса. Гриб выращивают на рисе, из которого затем готовят порошок и используют его для приготовления соусов. В благоприятных для роста условиях этот гриб вызывает плесневение каучука.

ПОРЯДОК ОНИГЕНОВЫЕ (ONYGENALES)

Этот порядок объединяет около 100 видов. Плодовые тела онигеновых — клейстотеции с беспорядочно расположенными сумками, оболочки которых быстро исчезают, образующиеся обычно на мицелии в поверхности субстрата.

Клейстотеции у большинства онигеновых микроскопические (диаметром до 1—2 мм, чаще 100—500 мкм), лишь у некоторых представителей семейства *онигеновых* (*Onygenaceae*) и *дендросферовых* (*Dendrosphaeraceae*) они достигают более крупных размеров. У некоторых примитивных онигеновых клейстотеции отсутствуют и сумки, образующиеся группами на мицелии, иногда окружены лишь рыхлым сплетением гиф, например у *амауроаскуса* (*Amauroascus*).

Перидий клейстотециев имеет разнообразное строение, от рыхлого, паутинистого переплетения

гиф, мало отличающихся от вегетативных, например у *арахниотуса* (*Arachniotus*), до хорошо выраженного, состоящего из тонкостенных или толстостенных гиф. На клейстотециях часто имеются придатки разнообразной формы.

Сумки у онигеновых часто развиваются по способу крючка. Они прототуникатные, с быстро разрушающейся оболочкой, шаровидные, яйцевидные или грушевидные, обычно с 8 аскоспорами. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или светлоокрашенные, шаровидные, сплюснутые или линзовидные, гладкие или с разнообразной орнаментацией. Освобождение аскоспор происходит пассивно после разрушения оболочки сумки и перидия клейстотеция.

Конидиальные стадии, или анаморфы, известны не у всех онигеновых, хотя у многих из них играют существенную роль в цикле развития. Конидии обычно образуются по типу артро- и алевриоконидий (способы их образования см. о дейтеромицетах, с. 364). Последние часто толстостенные, одноклеточные, например у *эммонсиеллы капсульной* (*Emmonsia capsulata*), или многоклеточные, часто очень крупные, длиной до 150 мкм (например, у дерматофитов).

Большинство онигеновых — сапротрофы на различных субстратах растительного и животного происхождения. Среди них большое число кератинофилов, образующих кератинолитические ферменты и способных поэтому развиваться на субстратах, содержащих кератин (нерастворимый фибриллярный белок), — на перьях, волосах, копытах, рогах (некоторые онигеновые и гимноасковые), принимая участие в их разложении.

Среди онигеновых есть также грибы, патогенные для человека и животных, вызывающие нередко тяжелые заболевания. Таковы дерматофиты, возбудители глубоких микозов (например, *эммонсиелла капсульная*).

СЕМЕЙСТВО ОНИГЕНОВЫЕ (ONYGENACEAE)

Эта группа плектимицетов объединяет грибы с клейстотециями различной формы, сидячими или образующимися на стромоподобных ножках, в зрелости содержащих порошок аскоспор. Все представители семейства — сапротрофы, обитающие на растительных остатках, в почве, но чаще всего на остатках животного происхождения, содержащих кератин, например род *онигена* (*Onygena*). Семейство включает 14 родов, преимущественно монотипных (с одним видом) и 17 видов.

У широко распространенных кератинофильных грибов рода *онигена* клейстотеции бывают диаметром до 1—5 мм и образуются на строматических ножках длиной до 1 см. Космополитный вид *онигена лошадиная* (*Onygena equina*) часто встречается на рогах и копытах, образуя массу клейстотециев (рис. 75). В зрелых клейстотециях гриба находится хорошо развитый гигроскопичный капил-

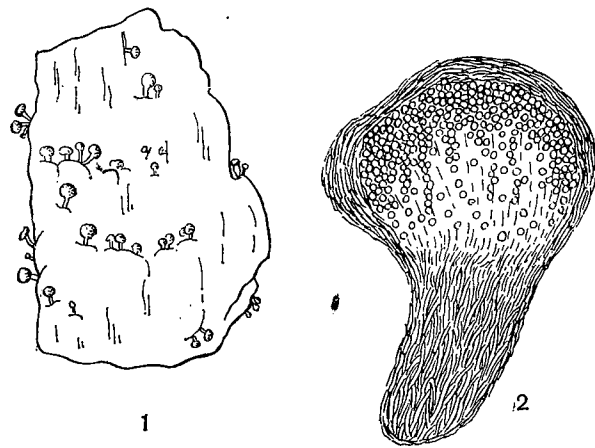


Рис. 75. Онигена лошадиная (*Onygena equina*):
1 — клейстотеция на субстрате; 2 — разрез клейстотеция.

лиций, разрыхляющий споровую массу. *Онигена птичья* (*O. corvina*) обитает на птичьих перьях.

Крупные клейстотеции *дихлиомицеса мелкоспорового* (*Dichliomyces microsporus*), обитающего на грядках в шампиньонных теплицах, бывают диаметром 1—3 см.

СЕМЕЙСТВО ГИМНОАСКОВЫЕ (GYMNOASCACEAE)

Это семейство объединяет около 75 видов с мелкими примитивными клейстотециями, шаровидными или неправильной формы, образующимися на поверхности субстрата. Их перидий состоит из рыхлого сплетения гиф, напоминающих вегета-

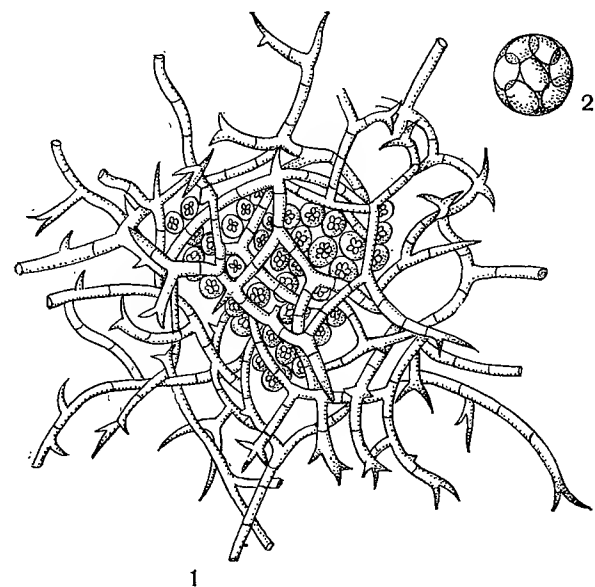


Рис. 76. Гимноаскус Рисса (*Gymnoascus reessii*):
1 — клейстотеций; 2 — сумка.

тивные гифы, например у рода *арахниотус*, или из плотно переплетающихся и анастомозирующих гиф, часто с утолщенными стенками. У некоторых видов из родов *амауроаскус* (*Amauroascus*) и *псевдоарахниотус* (*Pseudoarachniotus*) перидий отсутствует. На перидии часто образуются придатки различной длины и формы — простые, не отличающиеся от гиф, спирально закрученные у *миксотрихума* (*Muxotrichum*), гребневидные у *ктеномицеса* (*Stenomycetes*) и ветвящиеся. Их форма — важный систематический признак, используемый при разграничении родов этого семейства.

У псевдоарахниотуса и некоторых видов амауроаскуса плодовых тел нет и сумки образуются группами или гроздьями на мицелии, напоминая голые сумки геммискомицетов. Однако, в отличие от последних, сумки гимноасковых всегда развиваются на аскогенных гифах, часто по способу крючка.

Конидиальная стадия (анаморфа) известна не у всех гимноасковых, хотя у многих представителей этого семейства она преобладает в цикле развития. Конидии обычно образуются по типу алевриоконидий, реже — бластоконидий и артроконидий.

Гимноасковые грибы — экологически разнообразная группа. Они обитают сапротрофно в почве, на растительных остатках, на экскрементах животных. Многие гимноасковые — кератинофилы, например *ктеномитис пильчатый* (*Stenomycetes serratus*) и дерматофиты. Ряд представителей этой группы вызывает заболевания у человека и животных (дерматомикозы, гистоплазмоз).

Наиболее примитивные гимноасковые — грибы из рода псевдоарахниотус, которые еще не имеют плодового тела. Их шаровидные или овальные сумки образуют неправильную гроздь или пучок на мицелии. Конидиальное спороношение у видов этого рода представлено алевриоконидиями или отсутствует. Грибы этого рода встречаются в почве и на экскрементах животных.

У грибов рода амауроаскус перидий отсутствует, но сумки иногда окружены гифами. Аскоспоры шаровидные, красноватые или коричневатые, орнаментированные. *Амауроаскус бородавчатый* (*Amauroascus verrucosus*) с белыми, после созревания аскоспор темнеющими клейстотециями, обитает на гниющей коже.

Все остальные гимноасковые имеют клейстотеции с перидием. У видов из рода *арахниотус* (*Arachniotus*) гифы перидия тонкостенные и напоминают гифы вегетативного мицелия. Перидий слабо развит и представляет собой очень рыхлое паутинистое переплетение гиф. Стенки сумок у видов этого рода быстро разрушаются и аскоспоры выходят из клейстотеция через отверстия между гифами перидия. Аскоспоры бесцветные или светлоокрашенные, линзовидные или приплюснутые, часто с экваториальной бороздкой или ободком.

Наиболее распространенные виды этого рода — *арахниотус белоснежный* (*Arachniotus candidus*), с белыми шаровидными клейстотециями, часто встречающийся в Европе на экскрементах животных, на птичьих перьях и нередко в птичьих гнездах; *арахниотус красный* (*A. ruber*) — с оранжевыми или красными клейстотециями диаметром около 0,5 мм, копротроф.

Для родов *гимноаскус* (*Gymnoascus*), *миксотрихум* (*Muxotrichum*), *артродерма* (*Arthroderma*), *наниция* (*Nanizzia*) и других характерен перидий из толстостенных гиф, хорошо отличающийся от гиф вегетативного мицелия, а также образование гифами перидия придатков различного строения.

Гимноаскус Рисса (*Gymnoascus reessii*), образующий белые паутинистые дерновинки, а на них — многочисленные шаровидные желтые, желто-бурые или оранжевые клейстотеции, часто сливающиеся в корочки, очень часто встречается на конском навозе, а также в почве. Перидий его клейстотеций состоит из толстостенных, обильно ветвящихся под прямым углом, желтоватых или бурых гиф, с прямыми или изогнутыми в виде багра короткими придатками (рис. 76). Анаморфа у этого вида отсутствует. Гимноаскус Рисса нередко развивается также на тканях и других материалах и вызывает их порчу.

Род миксотрихум отличается от предыдущего придатками двух типов — короткими шиловидными и длинными, часто спирально закрученными на концах, а также более темным перидием. Виды этого рода встречаются в почве, на экскрементах, различных растительных субстратах, а не-

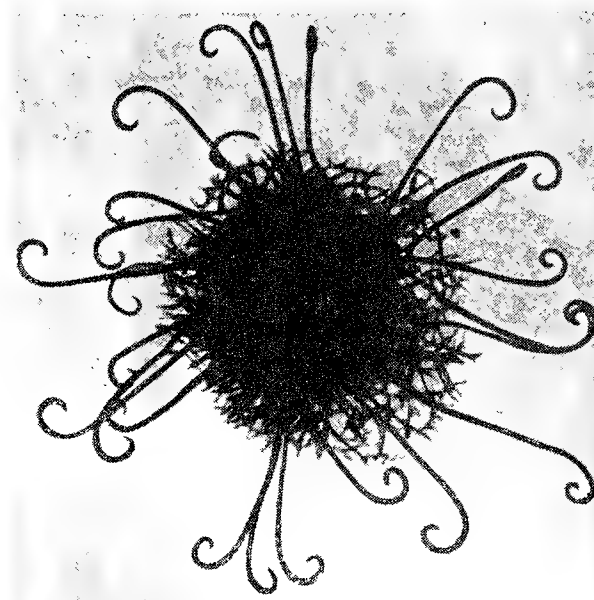


Рис. 77. Миксотрихум (*Muxotrichum*).

которые (например, *M. chartarum*, рис. 77) — на бумаге и других целлюлозосодержащих материалах.

Очень характерные придатки образуются на мелких оранжево-красных клейстотециях ктеномицеса пильчатого (рис. 78), распространенного в Европе, Северной и Центральной Америке и Африке сапротрофа на птичьих перьях. Эти придатки отходят от толстостенных гиф перидия, слегка изогнуты и состоят из 5—11 толстостенных клеток, каждая из которых образует длинный вырост. Все выросты придатка направлены в одну сторону, отчего он напоминает гребень (рис. 78).

К гимноасковым относится большая группа грибов-дерматофитов, обитающих на волосах, ногтях, коже, иногда в тканях и вызывающих дерматомикозы — заболевания человека и многих животных (трихофитию, микроспорию, фавус и др.). Обладая кератинолитическими ферментами и относительной устойчивостью к кожным выделениям животных, дерматофиты занимают экологическую нишу, недоступную для большинства других микроорганизмов и относительно свободную поэтому от антагонистов. Кроме того, некоторые дерматофиты образуют антибиотики, например пенициллин у грибов рода *трихофитон* (*Trichophyton*), подавляющие развитие сопутствующей микрофлоры.

Дерматофиты — одни из первых обнаруженных патогенных грибов. Начиная с середины прошлого века описано большое число их видов. Однако заболевания, вызываемые ими, были известны задолго до открытия их возбудителей. Например, фавус (парша), был известен уже в течение многих столетий. Длительное время дермато-

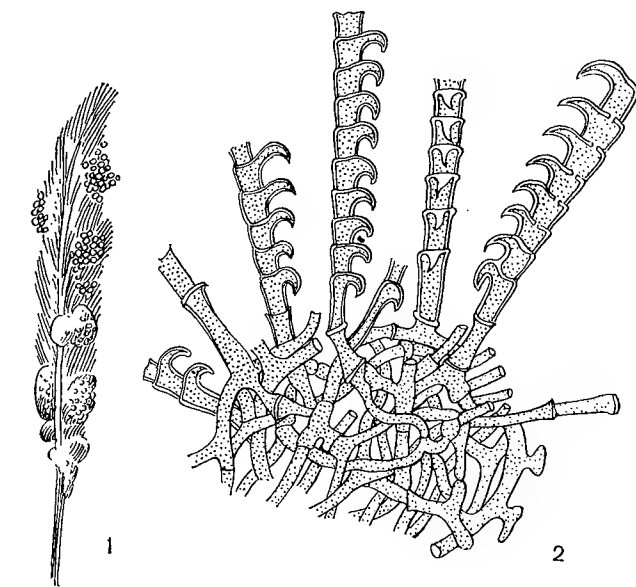


Рис. 78. Ктеномицес пильчатый (*Stenomycetes serratus*):
1 — клейстотеций на птичьих перьях; 2 — пильчатые придатки клейстотеция.

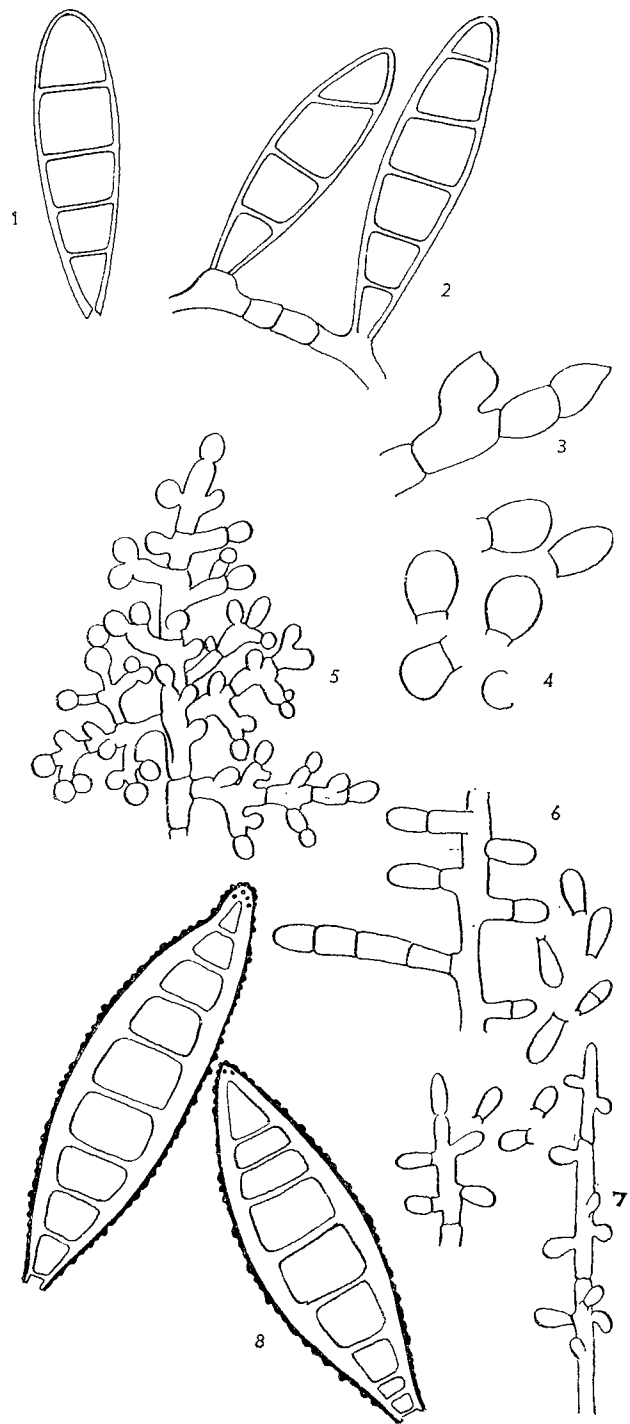


Рис. 79. Анаморфы дерматофитов. Трихофитон (Trichophyton): 1, 2 — макроконидии; 3—5 — микроконидии; 6 — конидии трихофитона почвенного (T. terrestre). Микроспорум (Microsporum): 7 — микроконидии; 8 — макроконидии.

фиты относили к несовершенным грибам, так как у них были известны только бесполое стадии.

В естественных условиях дерматофиты образуют мицелий, распадающийся на артроконидии, а в культуре на питательных средах — обычно обильный и разнообразный рост (различные видоизменения мицелия, макроконидии и микроконидии типа алевриоконидий). По характеру макроконидий конидиальные споронии дерматофитов относят к трем родам: *микроспорум* (Microsporum) с толстостенными пероховатыми веретеновидными макроконидиями (рис. 79) с перегородками, трихофитон с тонкостенными гладкими макроконидиями и *эпидермофитон* (Epidermophyton) с толстостенными гладкими макроконидиями. У двух первых родов образуются также микроконидии.

Предположение о связи дерматофитов с гимноасковыми было высказано еще в конце XIX в.

Эта гипотеза была подтверждена затем А. Наницци, обнаружившим в 1927 г. на кератиновом субстрате в почве клейстотеции *микроспорума гипсовидного* (Microsporum gypseum). Наконец, в 50-х годах, когда получил распространение метод приманок (волосы, перья), предложенный Р. Ван Брейзегемом для изучения дерматофитов в почве, были получены сумчатые стадии нескольких видов микроспорумов и трихофитонов, относящиеся к родам наницци и артродерма. Таким образом были окончательно доказаны родственные связи дерматофитов с гимноасковыми.

Клейстотеции родов артродерма и наницци имеют много общих черт. Они шаровидные, диаметром 300—700 мкм, белые, затем желтеющие. Их перидий состоит из обильно ветвящихся толстостенных бородавчатых или шиповатых гиф, клетки которых часто имеют перетяжки. Придатки — гладкие тонкостенные гифы (прямые, заостренные или в виде спирали с 3—50 витками). Клейстотеции содержат восьмиспоровые сумки с быстро разрушающейся оболочкой, образующиеся по способу крючка. Среди этих грибов встречаются гомоталлические и гетероталлические виды.

Для наницции характерно конидиальное спороние типа микроспорум, а также заостренные придатки клейстотеция и клетки перидия с несколькими перетяжками. К этому роду относится сумчатая стадия гипсовидного микроспорума — *наницция загнутая* (Nanizzia incurvata). Конидиальные стадии рода артродерма — это трихофитон и некоторые другие. В перидии имеются многочисленные гантелевидные клетки. Кроме дерматофитов, к артродермам относятся также сапротрофы на растительных остатках, экскрементах, а также сапротрофные кератинофилы.

По степени специализации и приспособления к паразитизму различают несколько групп дерматофитов. Антропофильные дерматофиты вызывают заболевания только у человека. Инфекция передается только от человека к человеку. При попа-

дании в почву грибы этой группы быстро гибнут. Зоофильные дерматофиты (Trichophyton gypseum, Microsporum lanosum и др.) могут вызывать заболевания как у человека, так и у животных, причем инфекция часто передается от домашних животных к человеку (например, M. lanosum, вызывающий микроспорию у кошек и собак). Эта группа дерматофитов часто дает вспышки эпидемического характера, а в некоторых местностях они вызывают до 80—90% всех дерматомикозов (А. Я. Малкина).

Трихофитон гипсовидный (Trichophyton gypseum) поражает крупный рогатый скот, овец и других животных, от которых инфекция может передаваться и человеку. Зоофильные дерматофиты паразитируют не только на домашних, но и на диких животных, которые часто не болеют сами, а переносят инфекцию механически. Например, гипсовидный трихофитон был обнаружен у 2,25% обследованных мышей, полевок и землероек в Подмоскowie (А. Я. Малкина), а в Великобритании до 20—50% обследованных полевок различных видов оказались носителями *трихофитона персикового* (T. persicolor). Гипсовидный микроспорум часто выделяется из почвы и относится к группе геофильных дерматофитов. Наконец, существует группа почвенных кератинофильных грибов (Microsporum cookei, M. ajelloi, Trichophyton terrestre и др.), близких к зоофильным дерматофитам. При искусственном заражении животных некоторые из них слабо патогенны.

Сумчатые стадии образуются у почвенных кератинофилов, геофильных и некоторых зоофильных дерматофитов. Антропофильные дерматофиты полностью их утратили.

Большинство дерматофитов — космополиты. Например, гипсовидный микроспорум распространен на всех континентах. Некоторые виды (Microsporum ferrugineum, Trichophyton concentricum) распространены преимущественно в более теплых районах земного шара, а в умеренной зоне дают лишь эндемические вспышки при ввозе.

Кроме дерматомикозов, гимноасковые могут вызывать и глубокие микозы. В 1972 г. был описан монотипный род *эммонсиелла* (Emmonsella) с видом *эммонсиелла капсульная* (E. capsulata) — сумчатой стадией *гистоплазмы капсульной* (Histoplasma capsulatum), вызывающей у человека гистоплазмоз — тяжелое поражение ретикуло-эндотелиальной системы, часто со смертельным исходом. Это заболевание было обнаружено в начале нашего века в зоне Панамского канала, но его возбудитель был неправильно отнесен сначала к простейшим. Гистоплазмоз распространен преимущественно в странах с мягким климатом. Его локальные очаги известны в некоторых штатах США, странах Южной Америки, Азии, Африки и Европы.

Источником инфекции многие исследователи считают почву. Капсульная гистоплазма часто

выделяется из почвы и воды эндемических районов, однако значительно чаще она встречается в экскрементах различных животных — скворцов, летучих мышей, кур и др. Известны случаи, когда гистоплазмозом заболевали группы спелеологов после посещения пещер, содержащих большое количество гуано летучих мышей.

Развитие капсульной гистоплазмы, как и многих других возбудителей глубоких микозов, происходит в два этапа. В организме человека она развивается в паразитической — дрожжеподобной фазе, образуя ее также на средах специального состава (например, с кровью) при 37 °C. На средах иного состава и при более низкой температуре развивается сапротрофная фаза гриба — мицелий с толстостенными одноклеточными алевриоспорами. Заражение вызывают конидии сапротрофной фазы.

Клейстотеции гриба белые, позднее буроватые, шаровидные, неправильно звездчатые, диаметром 80—250 мкм. Перидий состоит из гиф двух типов — спирально скрученных и отходящих от них ветвящихся волнистых гиф.

СЕМЕЙСТВО ДЕНДРОСПФЕРОВЫЕ (DENDROSPHAERACEAE)

К этому семейству принадлежит один тропический род *дендросфера* (Dendrosphaera), образующий стромы сложного строения. Единственный вид этого рода — *дендросфера Эберхардта* (D. eberhardtii), встречающийся на древесине в Юго-Восточной Азии. Стромы этого гриба очень крупные, высотой до 25 см, состоят из длинной стерильной ножки, на вершине ветвятся и образуют бокаловидные клейстотеции. Каждый из них состоит из перидия и внутренней ткани (г л е б ы), разделенной на камеры. После разрушения оболочек сумок перидий клейстотеция разрывается и открывает порошок аскоспор. Аскоспоры шаровидные, орнаментированные. В клейстотеции присутствует неокрашенный капилиций. В цикле развития этого вида присутствует конидиальная стадия, представленная алевриоконидиями.

ПОРЯДОК ЭУРОЦИЕВЫЕ (EUROTIALES)

Этот порядок объединяет около 30 родов и 150 видов. Плодовые тела эуроциевых, как и онигеновых, — клейстотеции с беспорядочно расположенными внутри прототуникатными сумками. Они образуются на поверхности субстрата или бывают погружены в него. Лишь у немногих представителей этой группы они развиваются в стромах, обычно напоминающих склероции.

Клейстотеции у большинства эуроциевых мелкие, диаметром до 1—2 мм. Как и у онигеновых, у некоторых наиболее примитивных представителей этого порядка клейстотеции отсутствуют и

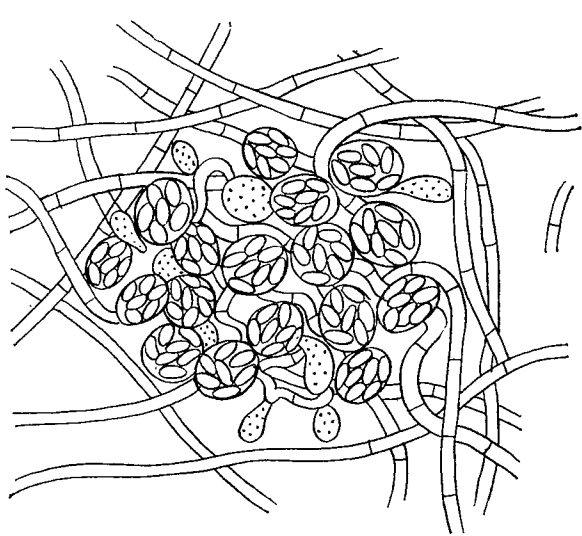


Рис. 80. Биссохламис белоснежный (*Byssoschlamys nivea*).

сумки образуются группами на мицелии (например, у *Byssoschlamys*, рис. 80). У большинства же эуроциевых перидий хорошо развит и имеет плектенхиматическое или псевдопаренхиматическое строение.

Сумки у эуроциевых развиваются на аскогенных гифах различными способами — цепочками по ходу гифы (например, у *Talaromyces flavus*), из боковых выростов аскогенных гиф (у *Eupenicillium*), по способу крючка (у *Eurotium*, *Neosartorya*). Они прототуникатные, с быстро разрушающейся оболочкой, шаровидные, обычно 8-споровые. Аскоспоры одноклеточные, бесцветные или разнообразно окрашенные (красные, фиолетовые, коричневые), шаровидные, эллипсоидальные или линзовидные, часто с разнообразной орнаментацией.

В распространении большинства эуроциевых существенную роль играет конидиальное спороношение. В отличие от онигеновых, образующих алевриоконидии или артроконидии, для этого порядка характерны фиалоконидии, способ образования которых описан в разделе о дейтеромицетах (с. 367). Конидии появляются в процессе эволюции впервые именно у эуроциевых. Этот тип конидий образуется и у некоторых групп пиреномицетов, например гипокрейных. Конидиогенные клетки (ф и а л и д ы) образуются одиночно на гифах мицелия, например у грибов рода *эмерицеллопсис* (*Emericellopsis*), или на специализированных конидиеносцах, часто сложного строения: анаморфы пеницилл и аспергилл, характерные для некоторых родов семейства эуроциевых.

У эуроциевых наблюдается также агрегация конидиеносцев — образование коремий, например у представителей *пенициллиопсиса* (*Penicillior-*

sis). Некоторые эуроциевые образуют мелкие шаровидные или продолговатые склероции.

Большинство эуроциевых — сапротрофы на различных субстратах преимущественно растительного происхождения, в том числе широко распространенные почвенные грибы, например из родов *эмерицелла* (*Emericella*), *неосартория* (*Neosartorya*), *таларомицес* (*Talaromyces*) и многие др. Некоторые представители этой группы, развиваясь на пищевых продуктах или различных промышленных материалах и изделиях, вызывают их плесневение и порчу.

Родственные эуроциевым дейтеромицеты из анаморфного рода аспергилл образуют токсины (афлатоксины, ократоксины и др.), вызывающие токсикозы у животных и человека (см. о дейтеромицетах, с. 377). Большинство используемых в производстве грибов — продуцентов антибиотиков, ферментов, органических кислот — также относится к этому порядку (виды *эмерицеллопсиса* — продуценты антибиотиков цефалоспоринов) или близки к эуроциевым по происхождению (пенициллы и аспергиллы, см. о дейтеромицетах, с. 379).

СЕМЕЙСТВО ЭУРОЦИЕВЫЕ (EUROTIACEAE)

Это семейство называют также *трихокомовые* (*Trichosomataceae*). К нему относятся плектоницеты с хорошо развитыми клейстотециями, перидий которых псевдопаренхиматический или имеет четко выраженную гифенную структуру. Семейство включает 22 рода и около 120 видов.

За немногими исключениями грибы из этого семейства — широко распространенные сапротрофы. Они обитают в почвах различных климатических областей, а также на различных субстратах растительного, реже животного происхождения, на которых они образуют плесени. Некоторые эуроциевые — термофилы и развиваются на разнообразных саморазогревающихся субстратах (например, в компосте, влажном сене и др.) при температуре 30—60 °С. Отдельные виды вызывают заболевания теплокровных животных и растений.

Человек в своей деятельности часто встречается с грибами из этой группы. Это не только многочисленные и всем хорошо известные зеленые, голубые и черные плесени на разнообразных пищевых продуктах. Они развиваются также на различных промышленных изделиях и материалах. В благоприятных для развития условиях, особенно в тропиках, они могут за короткий срок вызывать разрушение тканей, кожи, различных синтетических материалов (например, электроизоляции), ускорять процессы коррозии металлов, повреждать приборы, оптику и многие другие изделия. С другой стороны, некоторые из эуроциевых и близких к ним несовершенных грибов из формальных родов аспергилл и пеницилл

широко используют в микробиологической промышленности как продуценты антибиотиков (пенициллины, цефалоспорины С и др.), ферментов и органических кислот, а также для приготовления некоторых пищевых продуктов — сыров (рокфор, камамбер) и соусов.

В распространении большинства эуроциевых большую роль играет конидиальная стадия. Нередко она преобладает в цикле развития, а клейстотеции образуются лишь спорадически. У большой группы грибов, связанных по происхождению с эуроциевыми, сумчатые стадии утрачены полностью и конидиальное спороношение — единственный способ размножения. К этой группе относятся такие широко распространенные почвенные грибы, как многие пенициллы и аспергиллы. Они принадлежат к классу дейтеромицетов, или несовершенных грибов (с. 379).

Преобладающий у эуроциевых тип конидий — фиалоконидии. Они образуются на фиалидах в базипетальных цепочках, а иногда собираются в ложные головки. Фиалиды расположены на хорошо развитых конидиеносцах сложного строения (конидиальные стадии типа пеницилл и аспергилл, характерные для многих родов эуроциевых). Конидиеносцы обычно одиночные, однако у некоторых грибов из этого семейства они объединяются в коремии, например у пенициллиопсиса.

Образованию клейстотециев предшествует дикарионтизация, которая может происходить у эуроциевых несколькими путями. У одних представителей этого семейства наблюдается типичный для высших аскомицетов половой процесс. Однако у многих эуроциевых происходит его морфологическая редукция. У *эуроциума ползучего* (*Eurotium repens*) и *таларомицеса желтого* (*Talaromyces flavus*) антеридии образуются, но не функционируют, а у *неосартории Фишера* (*Neosartorya fischeri*) они вообще отсутствуют. В этих случаях в дикарионы объединяются ядра самого аскогона. Наконец, у *эмерицеллы лежащей* (*Emericella nidulans*) и ряда других видов гаметангии не образуются и дикарионтизация происходит соматогамно, в результате слияния двух обычных клеток вегетативного мицелия.

Клейстотеции эуроциевых обычно диаметром 100—500 мкм и заметны невооруженным глазом в виде маленьких шариков. Часто они ярко окрашены (желтые, оранжевые), но могут также быть белыми, светлоокрашенными или темными. У большинства видов этого семейства они образуются на мицелии на поверхности субстрата, но у некоторых его представителей имеются небольшие стромы, часто по твердости напоминающие склероции, и клейстотеции развиваются внутри них, например у рода *петромицес* (*Petromyces*). Лишь у немногих примитивных эуроциевых перидий отсутствует, а сумки образуются группами на мицелии (например, у биссохламиса, рис. 80).

Аскоспоры эуроциевых всегда одноклеточные, бесцветные или разнообразно окрашенные (у *эмерицеллы* — фиолетовые, красные, пурпурные, у *эмерицеллопсиса* — коричневые), овальные или линзовидные, часто с разнообразной орнаментацией — шероховатые, с экваториальной бороздкой, ребрами, крыловидными выростами.

Наиболее примитивны грибы из рода биссохламис, еще не имеющие плодового тела. Их шаровидные или овальные сумки образуют неправильную гроздь или пучок на мицелии.

В роде *биссохламис* (*Byssoschlamys*) два вида. *Биссохламис буро-желтый* (*B. fulva*) распространен во всем мире на большом числе разнообразных субстратов — на пищевых продуктах, особенно консервированных фруктах и соках, на различных изделиях и материалах, в почве. На естественных субстратах и в культуре этот гриб образует колонии от бледно-желтого до табачно-коричневого цвета, сначала с обильным конидиальным спороношением — фиалидами с цепочками конидий, расположенными на мицелии или конидиеносцах одиночно или мутовками. Позднее на мицелии образуются аскогоны — короткие завитки гифы, а из них вырастают аскогенные гифы, на которых развиваются грозди сумок с восемью бесцветными аскоспорами (см. рис. 80). Кроме того, в культуре образуются толстостенные хламидоспоры.

Буро-желтый биссохламис имеет экономическое значение как возбудитель биоповреждений различных видов органических материалов. Когда-то этот вид представлял серьезную проблему для консервной промышленности. Он широко распространен в садовых почвах и на гниющих фруктах. Вместе с плодами он попадает на консервные заводы и заражает готовые продукты, вызывая затем их порчу. Гриб очень устойчив ко многим внешним воздействиям, убивающим другие грибы и бактерии. Его аскоспоры сохраняют жизнеспособность при нагревании их в течение 30 мин до 84—87 °С, а при консервировании часть их выживает даже при температуре 98 °С. Он может развиваться в герметически закрытых консервных банках, так как не требует высокого содержания кислорода. В конидиальной стадии (*Racilomyces varioti*) этот вид обнаружен также на бумаге, хлопковой пряже, выделанной коже, разрушение которых он может вызывать.

Второй вид этого рода — *биссохламис белоснежный* (*B. nivea*) — распространен в почве, а также встречается на влажных ботанических препаратах, хранящихся в спирте. Грибы этого вида образуют снежно-белые колонии, с возрастом слегка желтеющие. На мицелии развиваются слабо ветвящиеся конидиеносцы с фиалидами, а затем группы шаровидных сумок, иногда, в отличие от желто-бурого биссохламиса, окруженных рыхло расположенными белыми вегетативными гифами (см. рис. 80).

Грибы рода биссохламис хорошо развиваются при повышенных температурах (30—37 °C), образуя много сумок. При более низкой температуре (20—24 °C) рост более слабый, образуется только конидиальное спороношение.

Большую группу эуроциевых составляют грибы, анаморфы которых относятся к формальным родам дейтеромицетов (с. 370 — 375): пеницилл и аспергилл. Они объединяют многочисленные виды грибов, широко распространенных в почвах всего земного шара от Арктики до тропиков, а также на различных субстратах растительного происхождения. У многих из них известны только конидиальные стадии, такие виды отнесены к несовершенным грибам и описаны в соответствующем разделе.

Однако у некоторых пенициллов и аспергиллов, по традиции также относимых к несовершенным грибам, известны сумчатые стадии, принадлежащие к различным родам эуроциевых.

Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, основным наименованием плесневых грибов является наименование их совершенной стадии. Поэтому мы рассматриваем эти грибы в настоящем разделе.

Для формального рода аспергилл характерны простые конидиеносцы, на вершине вздутые в виде пузыря различной формы. На нем располагаются фиалиды, образующие цепочки одноклеточных конидий (с. 370). У некоторых аспергиллов фиалиды располагаются не на самом пузыре, а на образующихся на нем профиалидах. Подробное описание конидиального аппарата у этого рода приведено в разделе о дейтеромицетах (с. 370). Конидиальные стадии этого типа известны у девяти родов эуроциевых. Интересно отметить, что виды одного рода обычно имеют конидиальные стадии, относящиеся к одной или близким группам рода аспергилл.

Наиболее обширный род этой группы — *эуроциум* (*Eurotium*) — включает 17 видов. Его представители часто встречаются в природе на разнообразных медленно разлагающихся растительных субстратах. Они образуют зеленые, желтоватые или красно-желтые плесени, в зависимости от условий среды (температуры, влажности) и, соответственно, преимущественного развития конидиальной или сумчатой стадии (табл. 8). Клейстотеции грибов этого рода обычно шаровидные, очень мелкие (диаметром 50—175 мкм), желтые с однослойным перидием, покрыты рыхлой сетью гиф с желтоватыми или красноватыми гранулами. Оболочки сумок разрушаются очень рано, и зрелые клейстотеции содержат массу бесцветных или желтоватых линзовидных аскоспор с экваториальной бороздкой. Конидиальные стадии относятся к группе *Aspergillus glaucus*.

Первый крупный вид этого рода — *эуроциум гербарный* (*Eurotium herbariorum*) — был обнаружен Г. Ф. Лянком в 1809 г. на сухом

гербарном образце. Его связь с конидиальной стадией из рода *Aspergillus* — *аспергиллом сизым* (*A. glaucus*) — была доказана значительно позднее, в 1854 г., А. де Бари.

В почве эуроциумы встречаются в небольшом количестве. Обычный субстрат многих видов из этого рода — хранящиеся растительные продукты. Многие из его представителей — ксерофиты, развивающиеся в условиях пониженной влажности, неблагоприятных для роста других грибов. *Эуроциум ползучий* (*Eurotium repens*), например, вызывает плесневение зерна и многих других продуктов при влажности 13—15%. В результате его развития освобождается вода и на зерне начинают расти другие плесневые грибы. Ползучий эуроциум очень быстро распространяется в хранилищах, так как обитающие там долгоносики и клещи, охотно питаясь его гифами и спорами, разносят их по всем помещениям.

Большое значение имеют эуроциумы и как возбудители биоповреждений различных промышленных изделий и материалов. Развиваясь при минимальных влажности и питании, они вызывают разложение текстиля, целлофана, резины, пластмасс (*E. repens*, *E. amstelodami*). Грибы этого рода (например, *E. tonophilum*) встречаются даже на стеклах оптических приборов, вызывая их порчу. Они ускоряют также процессы коррозии металлов, вероятно, вследствие образования большого количества органических кислот.

Эуроциумы обычно осмофильны и могут развиваться на средах с высоким осмотическим давлением, например с повышенным содержанием сахара (20% и более). Ползучий эуроциум часто встречается на заплесневелых джемах и вареньях, где образует обильные конидии и клейстотеции. *Эуроциум галофильный* (*E. halophilicum*) плохо растет на средах с низким осмотическим давлением. Для его нормального развития необходимо высокое содержание в среде сахара (более 20—40%) или эквивалентной молярной концентрации хлорида натрия. *E. tonophilum* хорошо растет и образует клейстотеции на средах с еще большим осмотическим давлением, содержащих до 60% сахара.

Второй крупный род эуроциевых с конидиальной стадией аспергилла — *эмерицелла* (*Emericella*) — объединяет 13 видов. Они имеют шаровидные, довольно крупные клейстотеции (300—400 мкм в диаметре), обычно ярко-желтые, окруженные массой крупных толстостенных клеток. Встречаются в почвах различных районов земного шара, довольно часты на различных растительных материалах.

Один из наиболее распространенных видов — *эмерицелла лежащая* (*Emericella nidulans*, конидиальная стадия *A. nidulans*) образует широко растущие колонии, окраска которых варьирует от зеленой до ярко-желтой, в зависимости от

степени развития конидий и клейстотециев. Клейстотеции желтые, хорошо видны невооруженным глазом. Этот гриб обычно встречается на различных растительных субстратах, в почвах умеренной зоны и субтропиков, иногда развивается в дыхательных путях теплокровных животных. В генетике грибов эмерицелла лежащая занимает второе место после видов рода *нейроспора* (*Neurospora*).

Другие грибы рода эмерицелла встречаются преимущественно в почвах более теплых и сухих районов: *эмерицелла мелкоморщинистая* (*E. rugulosa*), *четырёхлинейная* (*E. quadrilineata*) или в тропических лесных почвах — *эмерицелла гетероталличная* (*E. heterothallica*).

Для грибов рода *неосартория* (*Neosartorya*) характерны шаровидные, обычно белые клейстотеции, в зрелости окруженные рыхлой сетью стерильных гиф, придающих им вид маленьких ватных шариков (табл. 9). Их перидий состоит из слоя псевдопаренхимы, толщиной в несколько клеток. Аскоспоры бесцветные, с экваториальными гребнями. Конидиальные стадии — из группы аспергилла дымящего. Наиболее распространенный вид этого рода — *неосартория Фишера* (*N. fischeri*) — обитает в почве и на различных органических субстратах. При температуре ниже 25 °C он образует желтовато-белые колонии с обильными белыми клейстотециями (диаметром 150—200 мкм). Если те же культуры этого гриба выращивать при повышенных температурах (30—37°C), они образуют преимущественно конидии, придающие колониям голубовато-зеленую окраску. Клейстотеции в этих условиях не образуются или бывают немногочисленны (табл. 9).

В отличие от перечисленных родов для грибов монотипного рода *петромицес* (*Petromyces*) характерны клейстотеции, образующиеся не на мицелии, а в твердых стромах, напоминающих склероции. Единственный вид этого рода — *петромицес чесночный* (*P. alliaceus*), его конидиальная стадия — *A. alliaceus*. Гриб обнаружен в почвах Европы, Азии, Америки и Австралии. Он встречается также на поврежденных луковицах чеснока, лука и других растений. В культуре гриб образует быстро растущие колонии с многочисленными склероциеподобными стромами, расположенными концентрическими зонами. Стромы обычно эллиптические, длиной 1—3 мм, из толстостенных клеток. Их окраска варьирует от серебристо-серой до черной (табл. 8). Клейстотеции образуются внутри этих стром по 1—8 в каждой, в зависимости от ее размера. Их созревание происходит очень медленно, в зрелости они заполняют весь склероций. Тонкая собственная оболочка клейстотециев быстро разрушается, и строма выглядит как один клейстотеций с толстой оболочкой (толщиной до 200 мкм). У грибов другого строматического рода — *склероклейста* (*Sclerocleista*) — каждая строма содержит лишь один клейстотеций.

Виды формального рода пеницилл, к которому относятся конидиальные стадии трех родов эуроциевых — *эупенициллиум* (*Eupenicillium*), *таларомицес* (*Talaromyces*) и *хамигера* (*Hamigera*), — образуют конидиеносцы, имеющие вид кисточки. Их строение разнообразно: кисточки состоят из одной мутовки фиалид на конидиеносце или они двухъярусные и состоят из метул и расположенных на них фиалид, наконец, конидиеносец может ветвиться, обычно несимметрично (с. 370). Сумчатые стадии известны у немногих видов этого формального рода.

У видов рода эупенициллиум клейстотеции шаровидные или неправильной формы, развиваются из псевдопаренхиматических, иногда очень твердых и напоминающих склероции стром. Созревание клейстотеции идет от центра стромы, а его бесцветный или окрашенный перидий состоит из толстостенных клеток стромы. Сумки образуются на боковых веточках аскогенных гиф, одиночно или цепочками. Аскоспоры обычно линзовидные, бесцветные, желтоватые или бледно-коричневые, часто с экваториальным гребнем или бороздкой. В этом роде сейчас насчитывается более 30 видов, обитающих в почве, но часто встречающихся на различных растительных субстратах. У одного из наиболее распространенных видов этого рода — *эупенициллиума Брефельда* (*E. brefeldianum*, конидиальная стадия — *P. brefeldianum*) — клейстотеции обычно развиваются из параплектенхиматических, иногда слабосклероциальных стром. Они кремовые или песочного цвета, диаметром 100—200 мкм. Их созревание происходит за 10—14 суток. Этот вид обитает преимущественно в южных почвах (Центральная Америка, Африка), но встречается также в почвах умеренной зоны.

У других видов рода эупенициллиум, например у *эупенициллиума мелкого* (*E. parvum*, конидиальная стадия — *P. parvum*), развитие клейстотециев длится не менее 20—30 суток, а у *корковидного* (*E. crustaceum*, конидиальная стадия — *P. kewense*) и *эупенициллиума Шира* (*E. shearii*, конидиальная стадия — *P. shearii*) склероциевидные клейстотеции созревают за 4—6 недель, а иногда вообще не образуют сумок.

Пеницилл Тома (*Penicillium thomii*) — гриб, часто встречающийся в лесных почвах, а также на древесине и других растительных субстратах. Он образует розовые склероции, очень похожие по форме и консистенции на молодые клейстотеции эупенициллиумов мелкого, Шира и корковидного. Однако они никогда не содержат сумок и представляют, вероятно, рудиментарные клейстотеции. Это подтверждается и тем, что у эупенициллов иногда клейстотеции недоразвиваются и не образуют сумок.

Род таларомицес объединяет 16 видов с мелкими шаровидными или неправильными клейстотециями с неограниченным ростом. Яркие

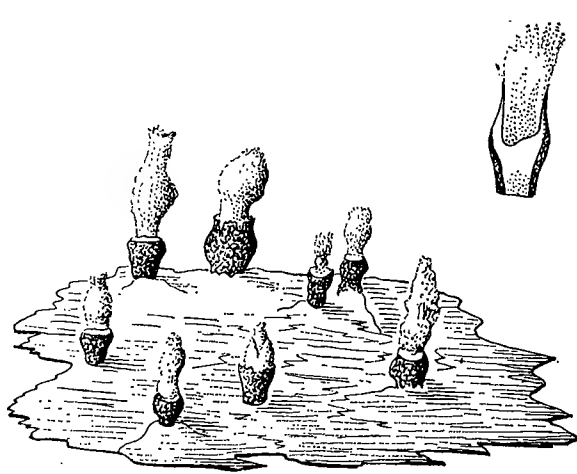


Рис. 81. Трихокома странная (*Trichosoma paradoxa*).

желтые или оранжево-желтые клейстотеции образуются в изобилии и придают характерную желтую окраску колониям грибов из этого рода (табл. 8). Их перидий развит в разной степени, от очень тонкого, просвечивающего (*T. flavus*, *T. wortmannii*) до плотного (*T. thermophilus*). Сумки образуются цепочками из клеток аскогенных гиф, их оболочки быстро разрушаются.

Виды этого рода обитают в почве и на разнообразных органических материалах. *Таларомицес желтый* (*T. flavus*, конидиальная стадия — *P. vermiculatum*) и *таларомицес Вортмана* (*T. wortmannii*, конидиальная стадия — *P. wortmannii*) — космополиты, широко распространенные в почве и часто вызывающие биоповреждения различного оборудования и материалов, особенно в тропиках и субтропиках.

Интересны термофильные виды рода, например *таларомицес термофильный* (*T. thermophilus*, конидиальная стадия — *P. dupontii*) и *таларомицес Эмерсона* (*T. emersonii*, конидиальная стадия — *P. emersonii*). Они развиваются в почве, компосте, саморазогревающемся влажном сене и других субстратах в границах температуры 25—60 °C. При 45 °C они быстро растут и образуют обильное конидиальное спороношение. У первого из них клейстотеции развиваются только в частично анаэробных условиях, на стерильном зерне. Они шаровидные, диаметром около 1 мм, серые или коричневатые. Клейстотеции таларомицеса Эмерсона типичного для этого рода желтого или оранжевого цвета, более мелкие (диаметром 50—300 мкм), обычно сливаются и образуют слой или корочку на поверхности среды. Их развитие происходит в температурных границах 35—50 °C в аэробных условиях.

К термофильным грибам относится также *термоаскус оранжевый* (*Thermoascus aurantiacus*), образующий быстро растущие кремово-белые колонии, на которых сначала развивается

конидиальное спороношение типа *пенициллов* (*Raecilomycetes*), которое быстро сменяется сумчатым — ярко-оранжевыми или кирпично-красными клейстотециями неправильной формы. Этот вид часто развивается на саморазогревающихся субстратах. Он хорошо переносит анаэробные условия в течение нескольких дней.

Зрелые клейстотеции *трихокомы странной* (*Trichosoma paradoxa*) достигают высоты нескольких миллиметров и имеют вид чашечек, из которых выступает масса гиф с порошком аскоспор (рис. 81). Молодые клейстотеции этого гриба одеты перидием, но к моменту созревания аскоспор он разрушается на вершине. Клейстотеции у этого вида функционируют в течение длительного периода, что необычно для этого типа плодовых тел. У их основания образуются новые сумки и гифы капиллиция, так что в одном клейстотеции можно найти одновременно аскогенные гифы с молодыми сумками и зрелые освободившиеся аскоспоры. Гриб образует конидиальное спороношение — кисточки типа пенициллий, собранные в компактные спорохии (подушечки конидиеносцев) диаметром 2—7 мм.

Трихокома странная обитает на древесине в тропиках Америки и Азии, заходя на север до штата Южная Каролина (США) и до Японии.

Некоторые тропические эуроциевые образуют хорошо дифференцированные стромы, на которых образуются довольно крупные клейстотеции. У грибов рода *пенициллиопсис* стромы шаровидные или неправильно лопастные, 2—7 мм в диаметре, одиночные или собранные гроздьями, на коротких ножках. Представители этого рода встречаются на плодах и семенах различных растений в тропической Африке, Юго-Восточной Азии, Бразилии.

СЕМЕЙСТВО ПСЕВДОЭУРОЦИЕВЫЕ (PSEUDOEUROTIACEAE)

Это небольшое семейство объединяет 10 родов плектомицетов с шаровидными клейстотециями с псевдопаренхиматическим перидием. Аскоспоры псевдоэуроциевых часто имеют придатки, орнаментированы.

Род *эмерицеллопсис* (*Emericellopsis*) объединяет почвенные грибы с маленькими шаровидными клейстотециями, одетыми тонким, просвечивающим перидием из двух или более слоев клеток и характерными коричневыми аскоспорами с крыловидными придатками. При росте на питательных средах виды этого рода образуют медленно растущие колонии, на свету приобретающие розовую или оранжевую окраску вследствие образования пигментов из группы каротиноидов. Сначала развивается конидиальное спороношение типа акромониум, — одиночные фиалиды с фиалоспорами, соединенными слизью в ложные головки. Клейстотеции образуются на поверхности среды, на гифах воздушного мицелия, или погружены в

среду. Их диаметр от 15 до 400 мкм, самые мелкие содержат только по 1—2 сумки. Аскоспоры овальные, коричневые, с крыловидными гребнями различной формы и размера, часто проходящими по всей споре, от полюса до полюса. После массового образования клейстотециев колонии темнеют, так как коричневые аскоспоры просвечивают через тонкий перидий (табл. 8).

Представители *эмерицеллопсиса* встречаются в различных типах почв в Европе, Азии, Африке и Северной Америке. Их можно обнаружить как в окультуренных, так и неокulturенных почвах, например лесных. Они часто обитают в сильно увлажненных почвах — в мангровых болотах, торфяниках, в иле (например *E. minima*, *E. glabra*).

Некоторые виды этого рода (*E. glabra*, *E. terricola*) — активные продуценты антибиотика цефалоспорина С, близкого по структуре и свойствам к пенициллину, но менее активного, чем последний. На основе этого антибиотика в последние годы были получены полусинтетические производные, которые не только превосходят по активности исходный препарат, но и действуют на те группы организмов, которые устойчивы к действию пенициллина, — грамтрицательные бактерии и устойчивые к пенициллину стафилококки. Полусинтетические цефалоспорины — цефалотин и цефалоридин — выпускаются промышленностью и используются в медицинской практике.

ПОРЯДОК ЭЛАФОМИЦЕТОВЫЕ (ELAPHOMYCETALES)

Грибы этого порядка образуют крупные подземные клейстотеции с толстым прочным перидием. Шаровидные или грушевидные 8-споровые сумки расположены в них в беспорядке, обычно группами, разделенными стерильными «жилками». После созревания сумок их оболочка разрушается и аскоспоры заполняют клейстотеций в виде порошка.

Элафомицетовые вследствие сходства условий обитания имеют конвергентное сходство с трюфельными, поэтому некоторые микологи переносят их в этот порядок (с. 191). Однако по развитию плодовые тела элафомицетовых отличаются от подземных апотециев трюфельных, представляя типичные клейстотеции.

Порядок элафомицетовых включает одно семейство — *элафомицетовые* (*Elaphomycetaceae*) с одним родом.

СЕМЕЙСТВО ЭЛАФОМИЦЕТОВЫЕ (ELAPHOMYCETACEAE)

Род *элафомицес* (*Elaphomyces*) объединяет около 30 видов, распространенных в Европе, Азии, Северной Америке и Австралии. Для многих из них установлено образование микоризы с различ-

ными деревьями. Клейстотеции элафомицетов образуются в почве на глубине нескольких сантиметров, шаровидные или клубневидные, диаметром 1—5 см. В зрелости они содержат порошок аскоспор, обычно темного цвета. Перидий их плотный, с гладкой или бугорчатой поверхностью, сверху часто покрыт коркой, состоящей из гиф (рис. 82). Иногда в нее вплетаются концы корней деревьев, окружающих клейстотеции. У некоторых видов корка легко снимается.

Связь элафомицетов с корнями деревьев была обнаружена еще К. Виттадини в 1831 г., однако позднее ее объясняли паразитизмом этих грибов на корнях (Л. Тюляна, Ш. Тюляна, Э. Будье). Лишь в 1882 г. Г. Гибелли доказал, что они образуют микоризу.

Распространение видов рода элафомицес изучено слабо, так как их плодовые тела образуются в почве и их трудно обнаружить. При их поиске хороший ориентир представляют стромы грибов рода *кордицес* (*Cordyceps*), паразитирующих на клейстотециях элафомицетов (с. 164). Они поднимаются над поверхностью почвы, и их легко заметить. Часто можно также найти клейстотеции элафомицетов, раскопанные оленями, кабанами и другими животными. Плодовые тела этих грибов имеют очень острый запах, олени легко их находят и охотно поедают. Эти грибы в ряде стран Европы и Америки даже получили название «олений трюфель». Для человека они несъедобны.

Наиболее распространенный вид — *трюфель олений*, или *элафомицес зернистый* (*Elaphomyces granulatus*), — часто встречается осенью в хвойных лесах, особенно на песчаной почве. Его клей-

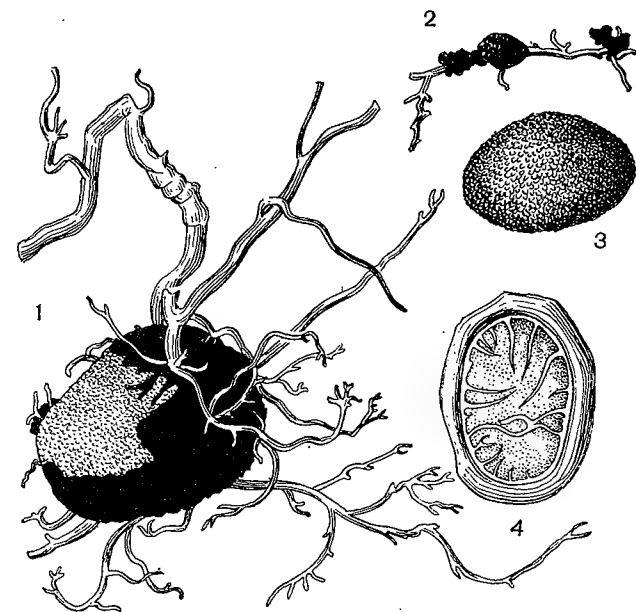


Рис. 82. Элафомицес зернистый (*Elaphomyces granulatus*): 1, 2 — клейстотеций среди корней дерева; 3 — внешний вид клейстотеции; 4 — разрез клейстотеции.

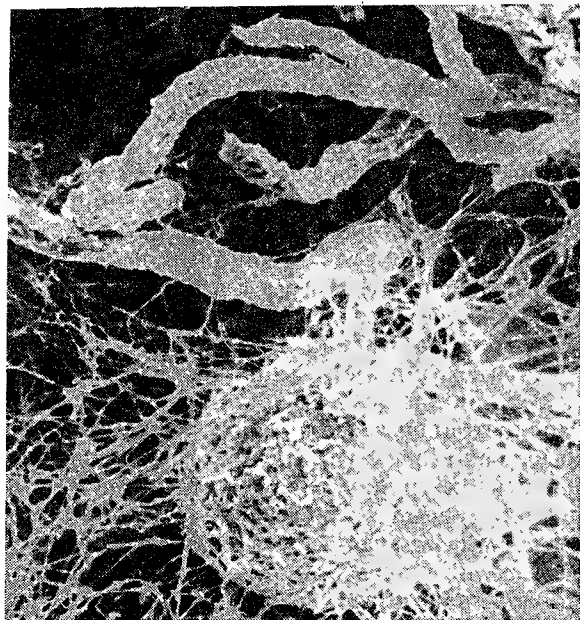


Рис. 83. Микроаскус (Microascus).
Перитеций с выходящим из него шнуром аскоспор.

стотеции шаровидные, желто-коричневые, диаметром 1—4 см, с мелкобугорчатой поверхностью (рис. 82). Мицелий гриба, характерного желтого цвета, оплетает корни деревьев. Он образует микоризу с хвойными (сосна, ель) и некоторыми лиственными деревьями. В горных лесах грибы этого вида и *элафомицеса сетчатого* (*E. reticulatus*) встречаются на высоте до 2700—2800 м над уровнем моря. *Элафомицес пестрый* (*E. variegatus*) имеет желтовато-серые или черновато-бурые клейстотеции с более бугорчатой поверхностью, чем предыдущий. Он образует микоризу с буком, дубом и хвойными. Реже встречается *элафомицес угольно-черный* (*E. anthracinus*) с черным перидием, образующий микоризу с березой и буком. Он распространен в Центральной Европе и некоторых районах Северной Америки.

ПОРЯДОК МИКРОАСКОВЫЕ (MICROASCALAE)

К небольшому порядку микроасковых относят грибы с темноокрашенными перитециями, содержащими беспорядочно расположенные прототунчатые сумки. Перитеции образуются на поверхности субстрата или частично в него погружены. Они мелкие, шаровидные или грушевидные, часто с длинным хоботком, в несколько раз превышающим по длине диаметр перитеция, например *цератоцистис* (*Ceratocystis*) и *офиостома* (*Ophiostoma*). В устье перитециев расположены перифизы, а парафизы отсутствуют. Оболочки

сумок быстро лизируются и зрелые перитеции содержат массу аскоспор, погруженных в слизь. При ее набухании аскоспоры вместе со слизью выходят из перитеция в виде слизистых капелек (у *цератоцистиса*) или длинных слизистых шнуров у *микроаскуса* (*Microascus*, рис. 83). Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные.

Как и у эуроциевых, у микроасковых хорошо прослеживается морфологическая редукция полового процесса — переход от типичной гаметиогамии до автогамии. У некоторых видов микроасковых, например у *цератоцистиса букowego* (*Ceratocystis fagacearum*), впервые у аскомицетов наблюдается сперматизация. Сумки развиваются на аскогенных гифах по способу крючка (*Microascus* и *Ophiostoma ulmi*) или из голых, лишенных клеточных стенок аскогенных клеток (*Ceratocystis fagacearum*).

У многих микроасковых в цикле развития преобладает конидиальное спороношение.

Микроасковые — сапротрофы на разнообразных растительных субстратах или паразиты высших растений, преимущественно деревьев. Некоторые из них вызывают серьезные болезни растений, приносящие большой ущерб сельскому и лесному хозяйству (голландская болезнь вязов, вилт дуба, гнили различных растений). Ряд видов микроасковых вызывает синеву древесины.

Роды *цератоцистис* и *офиостома* из семейства *офиостомовых* (*Ophiostomataceae*) объединяют более 40 видов, распространенных как в умеренной зоне, так и в тропиках. Оба рода имеют перитеции с длинным хоботком, расположенные одиночно или группами на поверхности субстрата или погруженные в него основаниями. Их окраска варьирует от светло-коричневой до черной, хоботок обычно более темный. Перитеции диаметром 80—600 мкм, а хоботок длиной 150—9000 мкм. Роды *цератоцистис* и *офиостома* хорошо различаются по составу клеточных стенок их мицелия и типам конидиальных стадий. У первого из них клеточные стенки имеют типичный для аскомицетов состав (хитин-глюканового типа, целлюлоза в них отсутствует), а анаморфы образуются по типу фиалоконидий; у второго в клеточных стенках присутствуют нетипичные для аскомицетов целлюлоза и рамноза, а конидиальные стадии представлены аннелоконоидиями и симподулоконоидиями (см. о дейтеромицетах, с. 366).

Большинство видов *цератоцистиса* и *офиостомы* паразитирует на деревьях (вязах, дубах, буках и др.), реже на травянистых растениях.

Офиостома вязовая (*Ophiostoma ulmi*) — возбудитель голландской болезни вяза; *цератоцистис буковый* (*Ceratocystis fagacearum*) вызывает вилт (увядание) дуба; *цератоцистис бахромчатый* (*C. fimbriata*) — возбудитель черной гнили батата и болезней многих растений (рис. 84). Большое значение имеют некоторые сапротрофы или слабые па-

разиты из рода *офиостома*, вызывающие синеву древесины.

Офиостома вязовая — один из наиболее известных и важных в хозяйственном отношении представителей рода. Голландская болезнь вяза распространена в Европе и Северной Америке (карта 3), и приносит большой ущерб лесам, паркам и защитным насаждениям. Болезнь начинается с внезапного пожелтения, увядания листьев и усыхания концов ветвей. При острой форме заболевания дерево усыхает в течение вегетационного сезона, а иногда даже за несколько дней. При хронической болезни листья преждевременно желтеют и частично опадают и пораженные ветви хорошо выделяются на зеленом фоне кроны. Этот характерный симптом голландской болезни получил название «желтого флага». На срезах пораженных ветвей хорошо заметно потемнение сосудов, иногда локализованное, но часто захватывающее всю окружность среза.

Голландская болезнь вяза впервые появилась в 1917—1919 гг. в Голландии, а в 1919—1929 гг. она уже распространилась по Европе, достигнув в 1936 г. западных районов нашей страны. В 1930—1933 гг. она была завезена через порты Атлантики и Мексиканского залива в США и распространилась там в популяциях американского вяза. В 1940 г. она была обнаружена в Канаде. На Американский континент возбудитель был завезен с вязовыми бревнами, пораженными жуками-короедами, переносящими инфекцию.

В Голландии, где в насаждениях преобладает один клон вязов (*Ulmus hollandica* v. *belgica*), некоторые города потеряли до 70% вязовых насаждений. В США потери в насаждениях американского вяза составляли в отдельных районах северо-восточных штатов до 15% в год, а в 1968—1969 гг. в некоторых штатах наблюдалась массовая гибель ильмовых.

К голландской болезни восприимчивы многие ильмовые — некоторые клоны голландского вяза, американский вяз, берест, обыкновенный вяз и др. Хотя полностью иммунные к этой болезни виды вязов не найдены, некоторые из них относительно устойчивы к ней, как, например, перистоветвистый вяз.

В конце апреля — начале мая под отставшей корой больных деревьев в массе развивается конидиальное спороношение гриба — черные коремии типа *графийум* (*Graphium*). Их можно найти также в ходах жуков-короедов и на порубочных остатках — пнях, кучах опилок, торцах бревен, которые служат одним из источников инфекции. Это совпадает с весенним летом и дополнительным питанием ильмовых заболонников — основных переносчиков возбудителя. Жуки заносят споры гриба в свои ходы, вызывая заражение дерева. Некоторые листогрызущие насекомые (ильмовый листоед, ильмовый слоник и др.) также могут участвовать в распространении инфекции

(В. А. З у д и л и н). Подсохшие споры гриба могут разноситься токами воздуха, распространяться с зараженными древесиной и опилками. Попадая на свежие механические повреждения деревьев, они могут вызвать их заражение. Конидии гриба в древесине сохраняют жизнеспособность более года. Перитеции гриба образуются также в трещинах коры и древесины, в ходах жуков-короедов, но они менее обильны, чем конидиальное спороношение гриба. Интересно отметить, что как конидии, так и аскоспоры гриба погружены в слизь, и это облегчает перенос их насекомыми.

После заражения дерева, уже через 20—24 ч, наблюдается размножение гриба в сосудах кси-

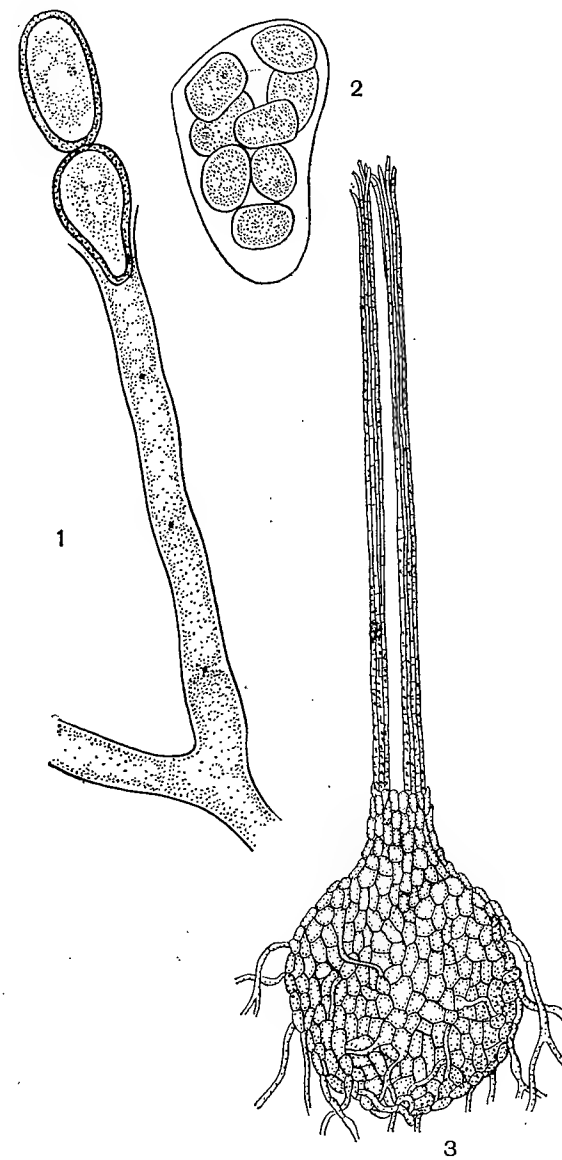
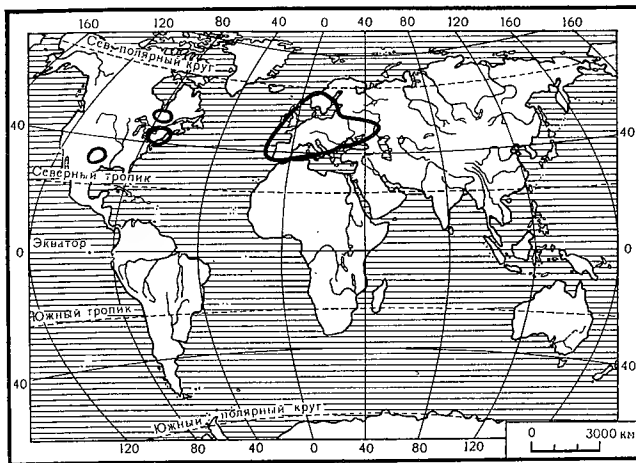


Рис. 84. Цератоцистис бахромчатый (*Ceratocystis fimbriata*):
1 — конидиальное спороношение; 2 — сумка; 3 — перитеций.



Карта 3. Ареал возбудителя голландской болезни вязов.

лемы. Здесь образуется масса микроконидий типа бластоспор, очень мелких, разносящихся по сосудам дерева с восходящими токами. За час они переносятся на расстояние до 15 м, скорость их переноса определяется интенсивностью сокодвижения. Гифы гриба через поры проникают из сосуда в сосуд. Они распространяются также в сердцевинных лучах и паренхиме дерева. В пораженных клетках образуется темная камедеподобная масса, выделяющаяся в сосуды ксилемы. Причинами увядания дерева считают механическое закупоривание сосудов ветвей и ствола камедью, спорами и гифами гриба, продуктами гидролиза клеточных стенок хозяина и образование грибом токсина.

Борьба с голландской болезнью вяза включает комплекс лесохозяйственных мероприятий (санитарные рубки, обрезка больных ветвей, своевременная уборка порубочных остатков), уничтожение переносчиков болезни, выращивание устойчивых видов и сортов вязов.

Интересную группу видов офиостомы представляют грибы — возбудители синевы древесины. *Офиостома пилифера* (*O. pilifera*) вызывает синюю или серовато-синю окраску заболонной древесины сосны, ели, а иногда и некоторых лиственных — ильма, ясеня и др. Гифы гриба в древесине имеют бурую окраску, поэтому многие считают, что синяя окраска древесины — чисто оптический эффект, основанный на контрасте между светлой древесиной и темными гифами гриба. Однако некоторыми исследователями показано, что в условиях культуры и при росте на древесине этот гриб образует синий пигмент, который вызывает окрашивание древесины. Выделение пигмента грибом происходит в условиях азотного голодания, поэтому окрашивание наблюдается обычно на более поздних стадиях развития гриба в древесине.

Грибы, вызывающие засинение древесины, не могут развиваться при снижении содержания воздуха в древесине до 15—20%.

Обычно грибы синевы не разрушают клеточные стенки и не изменяют механических свойств древесины. Однако считают, что такая засиненная древесина легче поражается дереворазрушающими грибами, хотя эксперименты не всегда подтверждают это положение.

Офиостома еловая (*O. piceae*) часто встречается в Европе и Северной Америке на древесине хвойных, но вызывает лишь слабое ее окрашивание. *Офиостома меньшая* (*O. minor*) вызывает темно-серое или черноватое окрашивание древесины сосны. В ряде стран, например в Швеции, — это один из основных возбудителей синевы древесины. В других странах он не имеет значения как возбудитель окрашивания. Этот гриб встречается на хвойных в ассоциации с короедами, в теле которых содержатся споры гриба.

В США, Японии и ряде стран Европы синеву древесины сосны вызывает *офиостома ирс* (*O. ips*), встречающаяся в ассоциации с короедами из рода *Ips*.

Образование ассоциаций с насекомыми (древоточками или короедами) свойственно многим офиостомовым. У зрелых самок некоторых насекомых имеются даже специальные мешочки — микангии, содержащие споры или дрожжеподобные клетки гриба. Грибы переносятся насекомыми и развиваются в их ходах и прилегающей древесине. Гифы гриба и его споры служат источником пищи для личинок; гриб также размягчает древесину, помогая личинкам проделывать ходы. В свою очередь, насекомые распространяют споры грибов, переносят их на благоприятный для роста субстрат.

Важный вид рода цератоцистис — цератоцистис буковый, часто вызывающий массовую гибель деревьев. Болезнь распространена в некоторых штатах США, особенно на Востоке и Среднем Западе. По симптомам она напоминает голландскую болезнь ильмовых. Гриб переносится жуками из рода *псевдопидиофторус* (*Pseudopidyophthorus*) при вылете их после перезимовки на пораженных деревьях. У некоторых насекомых он обнаружен внутри тела, в микангиях. Заболевание наблюдается с 40-х годов. До 1952 г. этот вид был известен только в конидиальной стадии — *халара дубовая* (*Chalara quercina*).

Перитеции букового цератоцистиса черные, с коротким хоботком, погруженные в сплетение гиф. Половой процесс происходит путем сперматизации, функции сперматиев выполняют конидии. Гриб гетероталличен. После дикарионтизации из аскогона развиваются аскогенные клетки, лишенные клеточной стенки. Аскоспоры образуются в результате сегментации протопласта, как спорангиоспоры мукоровых.

В умеренном поясе и особенно в тропиках широко распространен *цератоцистис бахромчатый*, вызывающий заболевания многих растений (батата, кофе, геви, какао и др.) Он образует типич-

ные для этого рода перитеции, с длинным хоботком, и эндоконидии (рис. 83).

В тропических и субтропических районах земного шара распространены грибы нескольких видов цератоцистиса, вызывающие заболевания важных для этих районов сельскохозяйственных культур. Например, *цератоцистис странный* (*Ceratocistis paradoxa*) широко распространен в тропиках на какао, бананах, ананасах, кокосовой и масличной пальмах, сахарном тростнике, у которых он вызывает гниль.

Для рода *микроаскус* (*Microascus*) из семейства микроасковых характерны черные перитеции с коротким носиком, из которых аскоспоры выходят в виде длинных слизистых красно-коричневых шнуров (рис. 83). Конидиальные стадии обычно типа *скопуляриопсис* (*Scopulariopsis*) — антелоконидии (см. о дейтеромикетах с. 366) на разветвленных конидиеносцах.

Виды рода микроаскус встречаются на разнообразных растительных и животных субстратах, в почве, на экскрементах животных, иногда вызывают заболевания растений (например, *Microascus trigonosporus*) и животных (*M. manginii*, *M. cinereus*). Нередко один вид обладает очень широкой специализацией к субстратам. Например, *микроаскус треугольный* (*M. trigonosporus*) обитает на древесине, в почве, на экскрементах, выделяется из поверхностно стерилизованных семян растений и из очагов поражения при дерматомикозах и онихомикозах. Этот вид образует черные углистые бутылковидные перитеции диаметром 120—250 мкм, с довольно длинным носиком (до 250 мкм) и очень характерные треугольные споры, в массе красно-коричневого цвета.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ПИРЕНОМИЦЕТЫ

Плодовые тела — перитеции, реже клейстотеции, с унитарными сумками, расположенными пучком или слоем. Освобождение аскоспор активное.

ПОРЯДОК ЭРИЗИФОВЫЕ (ERYSIPHALES), ИЛИ МУЧНИСТОРОСЯНЫЕ ГРИБЫ

Это своеобразная группа грибов-паразитов. Большинство их живет на поверхности различных органов растений, где развивается их белая, часто затем темнеющая, грибница со спорониями. Питание мучнисторосяных грибов осуществляется при помощи гаусториев, проникающих в ткани растений. К поверхности листьев и других органов растений грибница прикрепляется специальными присосками — а п п р е с с о-

р и я м и. Обычно в цикле развития мучнисторосяных грибов имеются две стадии — конидиальная и сумчатая. Последняя возникает в результате полового процесса. Половые органы у мучнисторосяных грибов устроены довольно просто. Мужской (а н т е р и д и й) состоит из двух клеток, женский (а с к о г о н) — из одной. Содержимое верхней клетки антеридия переливается через специальное отверстие в женский орган и таким образом происходит оплодотворение. В результате его образуются аскоспоры (заключенные в сумки), находящиеся в замкнутых плодовых телах клейстотециях (клейстокарпиях). Освобождение аскоспор происходит после растрескивания клейстотеции. Споры выбрасываются наружу, и попадая на листья или другие органы восприимчивых растений, прорастают и вызывают их заражение. На поверхности зараженных органов развивается грибница, а на ней — конидиеносцы с конидиями (обычно по несколько штук), расположенными в виде цепочек. У некоторых мучнисторосяных грибов в грибнице на конидиеносцах развивается лишь одна конидия (рис. 85). Конидии способны снова заражать растения, давая за лето несколько поколений. Таким образом, степень развития мучнисторосяных грибов зависит от того, насколько благоприятны будут условия для развития конидиальной стадии. Хотя грибница у большинства мучнисторосяных грибов поверхностная, у некоторых родов этих грибов она заходит в подустьичную полость, например в роде *филлактиния* (*Phyllactinia*), или частично погружена в ткани растений, как в роде *левейюла* (*Leveillula*). В обоих случаях грибница развивается также на поверхности пораженных органов. Наличие погруженной в ткани грибницы — своеобразная защита гриба от высыхания. Левейюла

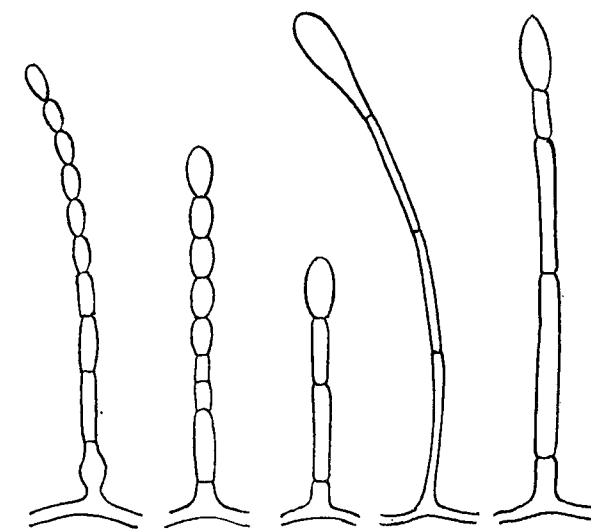


Рис. 85. Типы конидиального спорония эризифовых грибов.

паразитирует на растениях в жарких засушливых местах.

На поверхности плодовых тел имеются особые выросты — придатки. По форме и расположению на плодовом теле придатков, а также по числу сумок в клейстотециях построена классификация мучнисторосяных грибов (рис. 86). Придатки могут быть простые, мало отличающиеся по форме от грибницы, разветвленные на концах или другой формы.

Род Эризифе (Erysiphe)

Гриб эризифе злаковый (Erysiphe graminis), вызывающий мучнистую росу злаков, имеет несколько специализированных форм, паразитирующих на злаках определенного вида или относящихся к группе близких видов. Различают формы эризифе злакового — пшеничную, ржаную, и др.

Внешние признаки поражения растений и процесс их инфицирования общие для всех форм. Все

они имеют как конидиальную, так и сумчатую стадию. Однако значение каждой из этих стадий в жизни гриба у разных форм различно. И. Н. Александров считает, что переход гриба от конидиальной стадии к сумчатой, как правило, происходит начиная с фазы трубкования у злаков и связан с определенными этапами их развития, главным образом с началом образования генеративных органов.

Развитие эризифе чаще всего начинается с выбрасывания аскоспор из клейстотециев. Попад на восприимчивое растение, они прорастают, образуют гаустории, проникающие в ткани растений; грибница же развивается на их поверхности сначала в виде белого паутинистого налета, затем постепенно буреющего. На грибнице развиваются цепочки конидий, разносимые воздушными течениями и вызывающие новые заражения растений. За лето образуется несколько поколений конидий. Во второй половине лета появляется сумчатая стадия — аскоспоры в сумках, находящихся в клейстотециях. Образованию их предшествует половой процесс.

Пшеничная форма возбудителя мучнистой росы поражает как озимую, так и яровую пшеницу. Гриб этот зимует в виде плотных подушечек грибницы на озимой пшенице. После схода снега на таких подушечках образуются конидии, заражающие сначала соседние листья, затем находящиеся вблизи растения. Постепенно от очага, где гриб перезимовал, он распространяется по всему полю озимой пшеницы, а когда подрастает яровая, то переходит и на нее. Примерно с середины июня начинают появляться клейстотеции, споры в которых в большинстве районов Советского Союза созревают в год образования, в августе — сентябре. Эти споры заражают всходы озимой пшеницы, где сначала появляется конидиальная стадия, а ближе к зиме — плотные подушечки мицелия, в виде которых гриб зимует. Следовательно, сумчатая стадия у этой формы возбудителя мучнистой росы пшеницы предназначена не для перезимовки гриба, а для сохранения его в период отсутствия восприимчивых растений, т. е. от уборки до появления всходов озимых. Если в это время стоит дождливая погода и на полях появляются всходы падалицы, то гриб вообще может обходиться без сумчатой стадии, так как падалица заражается конидиями с яровой пшеницы.

Только что рассмотренный цикл развития пшеничной формы возбудителя мучнистой росы связан с особенностями жизни растения-хозяина. Однако у этого гриба возможен и другой цикл, когда споры в клейстотециях созревают лишь весной и тогда же заражают пшеницу. Следовательно, гриб зимует уже не на живых растениях, а на соломе в поле. Такой способ зимовки менее благоприятен для гриба, так как осенние и весенние дожди способствуют разложению растительных остатков, где находятся клейстотеции, часто яв-

ляясь причиной гибели находящихся в них спор. Гораздо жизнеспособнее оказались организмы, зимующие на живых растениях, поскольку человек, улучшая зимостойкость растений, способствовал сохранению зимующего на них гриба. Если благополучно перезимовывало растение, то сохранялся на нем и гриб. Поэтому в природе преобладают те формы возбудителя мучнистой росы пшеницы, у которых споры созревают осенью, тогда же заражают растения и на них зимуют.

Так же как пшеничная форма, развивается в природе и ржаная, а в районах культуры озимых ячменей — и ячменная. Формы, паразитирующие на растениях, которые имеют одногодичный цикл развития (например, на овсе), зимуют в виде клейстотециев на растительных остатках.

Очень интересны биологические особенности формы мучнистой росы, поражающей мятлики (род Poa). При паразитировании этой формы на мятликах, быстро заканчивающих вегетацию, например на Poa bulbosa, растущем на сухих склонах холмов и уже к середине лета засыхающем, гриб также быстро заканчивает цикл развития, обильно образуя сумчатую стадию — клейстотеции. В таком виде гриб сохраняется до следующего года на сухих стеблях и листьях растения-хозяина. Следовательно, здесь как гриб, так и хозяин имеют короткий период вегетации, большую часть года проводя в недействительном состоянии (клубеньки у P. bulbosa, клейстотеции у гриба). Совсем иной цикл развития у той же формы, паразитирующей на многолетних видах мятликов (P. pratensis, P. sylvestris). Здесь гриб обычно совсем не образует клейстотеции и живет лишь в вегетативной стадии (грибница и конидии). Зимой он сохраняется на зимующих розетках зеленых листьев растений-хозяев.

Следующий вид гриба из рода эризифе — Erysiphe cichoracearum, отличается способностью паразитировать на растениях из разных семейств. Однако внутри этого вида есть биологические формы, приспособившиеся к паразитизму на растениях, относящихся только к какому-либо определенному роду или даже виду растений. Таких биологических форм у E. cichoracearum известно более 110. Некоторые из этих форм — опасные паразиты культурных растений.

У E. cichoracearum конидии образуются в цепочках, клейстотеции шаровидные, при высыхании слабосдавленные, придатки узловатые, коричневатые у основания или по всей длине, у некоторых форм бесцветные, переплетающиеся с грибницей, сумок чаще более 10, а спор в сумках по 2. Из форм, паразитирующих на культурных растениях, наиболее вредоносны поражающие тыквенные растения, табак, картофель, а из более редких — поражающие лен, петунию.

E. cichoracearum f. cucurbitacearum поражает растения из семейства тыквенных. Наиболее сильно от этого гриба страдают огурцы, дыни

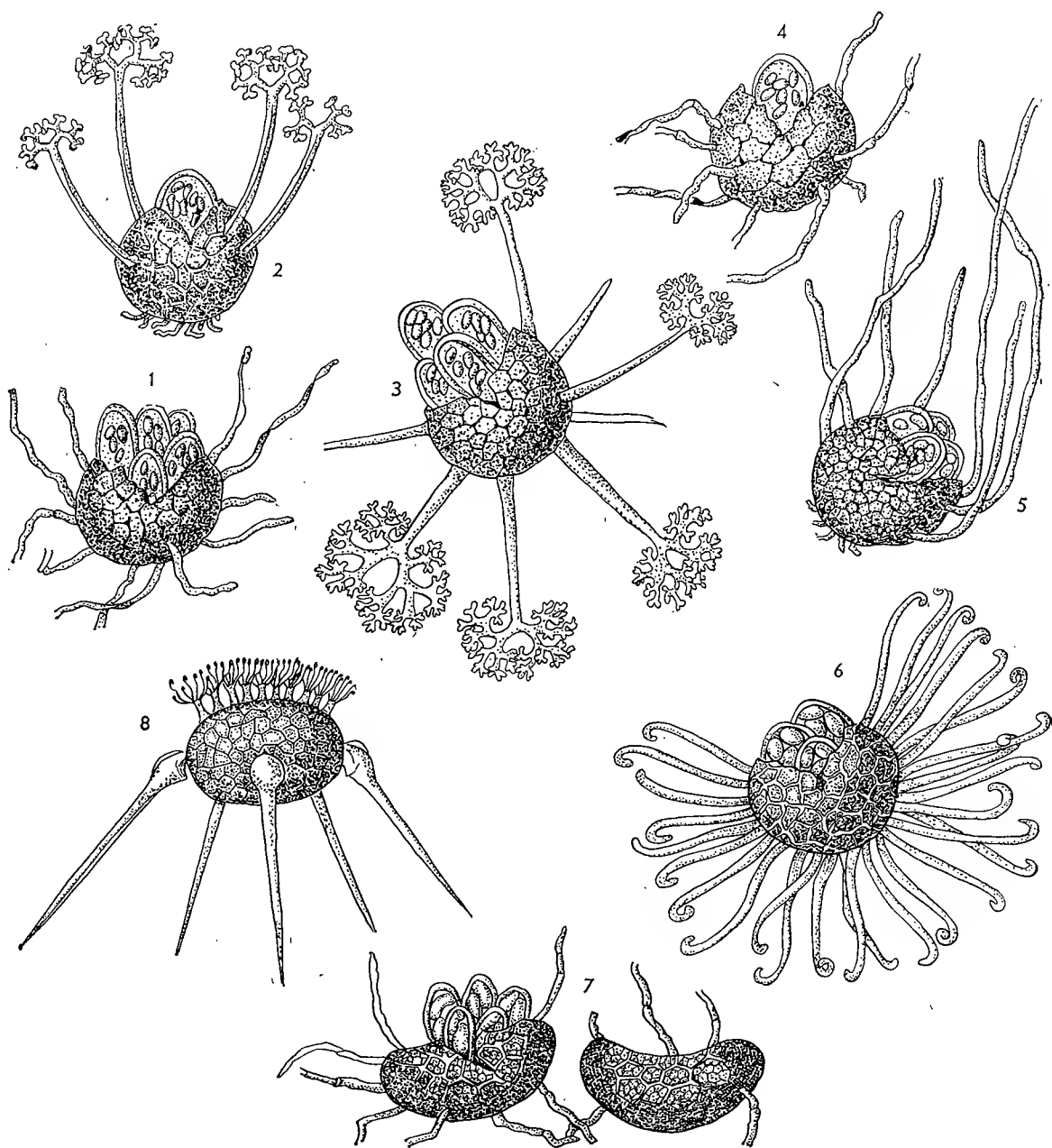


Рис. 86. Плодовые тела (клейстотеции) эризифовых грибов:

1 — эризифе (Erysiphe); 2 — подосфера (Podospheera); 3 — микросфера (Microspheera); 4 — сферотека (Sphaerotheca); 5 — трихокладия (Trichocladia); 6 — унцинула (Uncinula); 7 — левейюла (Leveillula); 8 — филлактиния (Phyllactinia).

и тыквы, реже — кабачки и патиссоны, очень редко — арбузы. Очень большой вред приносит мучнистая роса в теплицах. Гриб развивается главным образом на листьях, а при сильном поражении — и на стеблях в виде налета белого цвета. При сильном развитии болезни листья преждевременно засыхают.

Гриб имеет как сумчатую, так и конидиальную стадию. В течение вегетации, почти до глубокой осени он развивается в конидиальной стадии. В средней полосе европейской части СССР клейстотеции появляются очень поздно, уже после того, как убран урожай, и потому часто остаются незамеченными. В них развивается по несколько сумок со спорами, вызывающими весной заражение новых растений. Зимовка гриба происходит на опавших листьях и стеблях.

Для борьбы с мучнистой росой в закрытом грунте рекомендуется дезинфицировать парники, уничтожать растительные остатки после сбора урожая. В открытом грунте применяют опрыскивание растений препаратами серы или комбинированными препаратами серы с медным купоросом. Необходимо также уничтожать прошлогодние растения.

Одна из форм *E. cichoracearum* поражает разные виды высших растений из рода *Nicotiana*. Особенно страдает *N. tabacum*. Мучнистая роса проявляется на листьях в виде белого налета, состоящего из грибницы и конидий гриба — возбудителя болезни. Грибной налет часто занимает всю листовую пластинку, что приводит к снижению урожая и понижению качества сырья (рис. 87). Мучнистая роса табака приносит наибольший вред в Средней Азии, на Южном берегу Крыма, в Молдавии и Закавказье. Гриб большей частью развивается только в конидиальной стадии, получившей специальное название *Oidium tabaci*. Клейстотеции появляются только к концу вегетации и служат для перезимовки гриба. Реже зимует грибница, которая оживает при температуре 13—17 °С и относительной влажности 68—72%. В этих условиях на грибнице происходит отчленение конидий, которые могут заражать растения, и развитие аскоспор из перезимовавших клейстотециев. Наиболее сильное проявление

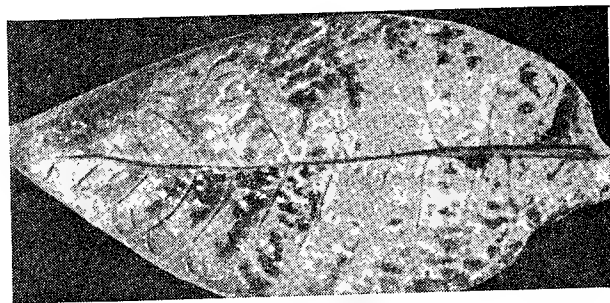


Рис. 87. Лист табака, пораженный мучнистой росой.

ние болезни наблюдается при наступлении жаркой сухой погоды. В некоторых случаях, по-видимому, возможно заражение табака мучнистой росой с других растений.

Для борьбы с мучнистой росой применяют опрыскивание растений химикатами. М. Ф. Терновский вывел несколько устойчивых к этой болезни сортов табака (Дюбек 7, Трапезонд 161 и др.), занимающих большие площади в районах сильного вреда от мучнистой росы. Сравнительно недавно стал часто поражаться мучнистой росой картофель. Известна также мучнистая роса петунии. Встречается она довольно редко (например, в Афганистане и Венгрии). Гриб в конидиальной стадии называют *Oidium petuniae*.

Erysiphe cichoracearum часто поражает многие дикорастущие и декоративные растения. Этот гриб сильно поражает лопух, подорожник, одуванчик, флоксы (табл. 9) и многие другие растения. На большинстве из них грибы развиваются только в конидиальной стадии и зимуют в виде мицелия на розетках многолетних растений. Например, на лопухе мучнистая роса обычно появляется сначала на одном каком-либо растении, на котором гриб перезимовал, а от него уже распространяется на соседние. На каждом из родов цветковых растений развивается своя специализированная форма гриба. Но если растения чем-либо ослаблены, особенно недостатком влаги, то возможно заражение растений и несвойственными ему формами. Часто это наблюдается осенью, когда естественная сопротивляемость растений ослабевает. Вследствие жаркой и сухой погоды во второй половине лета может распространиться поражение мучнистой росой многих растений.

Некоторые эризифе на других растениях отличаются от предыдущего вида тем, что конидии у него развиваются не в цепочках, а одиночно, на концах удлиненных конидиеносцев. Конидии легко опадают, и на их месте появляются новые одиночные конидии. Клейстотеции шаровидные, сумок обычно немного (2—8), спор в них по 3—8, иногда даже только по 2. Гриб поражает многие культурные и дикорастущие растения, на которых развиваются специализированные виды. Наиболее вредоносны виды, развивающиеся на сахарной свекле, на многих видах бобовых растений.

Для борьбы с мучнистой росой сахарной свеклы применяют обработку посевов препаратами, содержащими серу, агротехнические мероприятия, способствующие уничтожению зимующей инфекции. Выведены устойчивые к мучнистой росе сорта сахарной свеклы (например, К-018, К-986 и др.).

Многие виды эризифе паразитируют на бобовых растениях. Они большей частью узкоспециализированы и поражают растения одного или нескольких видов, относящихся к одному роду. Например, почти на каждом виде клеверов паразитирует своя форма мучнисторосяного гриба.

Такие специализированные формы выявлены на клевере ползучем, клевере гибридном и т. д. Внутри же видов гороха, люпинов и донников имеется по одному виду, поражающему все виды этих родов растений.

На многолетних бобовых растениях мучнистая роса может зимовать в виде мицелия в почках зараженных растений. Весной на таком мицелии образуются конидии, инфицирующие растения.

На однолетних бобовых растениях возбудители мучнистой росы зимуют в виде клейстотециев на растительных остатках.

Созревание аскоспор происходит весной, выбрасывание их (например, в Ленинградской области) начинается с конца июня и продолжается до октября. Таким образом, заражение бобовых растений соответствующей формой мучнистой росы происходит в течение лета аскоспорами, летящими с перезимовавших клейстотециев, и конидиями, развивающимися на зараженных листьях. В течение лета все время развиваются конидии, а во второй его половине начинают появляться клейстотеции.

Конидии у грибов, паразитирующих на бобовых, начинают прорастать при температуре выше 10 °С. Оптимальная влажность для их прорастания — 50—90%.

Заражение бобовых мучнистой росой особенно часто происходит при пониженном тургоре тканей. Это связано с тем, что ростки спор мучнисторосяных грибов легче проникают через слегка подвявшие ткани.

Для борьбы с мучнисторосяными грибами на бобовых рекомендуется уничтожение растительных остатков, применение некоторых агротехнических мер. Устойчивость растений к мучнистой росе повышается при внесении фосфорнокалийных удобрений и некоторых микроэлементов.

Erysiphe labiatarum поражает растения из семейства губоцветных, на разных видах которых паразитируют специализированные формы этого вида. Из них опасны некоторые формы на лекарственных растениях, например на шалфее, душице и т. д.

E. heraclei паразитирует на зонтичных, при этом известна группа специализированных форм этого вида. Некоторые из них — опасные паразиты культурных растений. Большой вред приносит мучнистая роса моркови, тмина, укропа, кориандра и других растений.

Род Подосфера (Podosphaera)

Мучнистая роса яблони (*Podosphaera leucotricha*) поражает все органы яблони и редко груши, на которых появляется белый, затем чуть желтеющий налет. При сильном развитии болезни листья становятся значительно меньше здоровых, буреют и засыхают. Рост пораженных побегов резко замедляется (табл. 9).

Белый налет на поверхности листьев и других органов растений состоит из грибницы и цепочек конидий. Позднее могут появляться клейстотеции с характерными, расположенными на вершине придатками, разветвленными на концах. Однако споры в сумках большей частью не созревают, и роль сумчатой стадии в развитии гриба весьма невелика.

Возбудитель мучнистой росы зимует в вегетативных и генеративных почках яблони в виде мицелия. Зимовка происходит или под покровом чешуй, или, в менее суровые зимы, непосредственно на побегах. Весной перезимовавший мицелий прорастает и заражает распускающиеся почки, где в изобилии появляются конидии. Таким образом осуществляется первичная инфекция растений. Источником вторичной инфекции служат конидии, образующиеся после первичного заражения. Особенно сильное развитие мучнистой росы яблони происходит при достаточном увлажнении и сравнительно умеренной температуре.

Мучнистая роса яблони широко распространена как в Советском Союзе, так и за рубежом. Постоянное сильное поражение яблонь мучнистой росой наблюдается в районах с теплыми зимами, обеспечивающими хорошую перезимовку гриба. В тех районах, где вероятность лет с абсолютным минимумом температуры воздуха ниже —24 °С составляет 70—80%, заболевание не представляет серьезной опасности для промышленной культуры яблони. В этих условиях гриб перезимовывает плохо и развитие его весной бывает слабым.

Что касается погодных условий вегетационного периода, то можно считать, что мучнистой росой яблони одинаково сильно поражаются как в засушливых условиях, так и в районах с достаточным увлажнением.

Для борьбы с мучнистой росой яблони рекомендуется обрезка пораженных побегов и опрыскивание деревьев фунгицидами (каратан, полисульфиды кальция и др.). Следует там, где это возможно, выращивать устойчивые против болезни сорта яблони. К таковым относятся Ранет шампанский, Сары-Синап, Кальвиль снежный, Пармен зимний золотой и др. На этих сортах возбудитель мучнистой росы развивается слабо.

Мучнистая роса розоцветных (*P. oxycanthae*) заражает чаще листья, реже другие органы растений, на которых развивается хорошо заметная белая, затем слегка желтеющая грибница. На листьях грибница образует часто сливающиеся пятна. У гриба имеется как конидиальная, так и сумчатая стадии. Конидии обычной формы. Клейстотеции шаровидные, темно-коричневые, придатки на них располагаются радиально по экватору, коричневые у основания, сверху бесцветные, число их 4—12, реже больше, на вершине 2—4-кратноразветвленные (рис. 86). У этого гриба описаны специализированные формы, приурочен-

ные к определенным растениям из семейства розоцветных.

Подосфера боярышниковой формы (*P. oxycanthae f. crataegi*) паразитирует на различных видах боярышников. Помимо листьев, у боярышника гриб часто поражает побеги и плоды. Побеги при этом становятся толще нормальных, искривляются и покрываются плотным бурым мицелием. Клейстотеции у гриба обильные и служат ему для перезимовки. Однако в мягкие зимы гриб может зимовать и в виде мицелия на побегах. Мучнистая роса боярышника повсюду широко распространена, особенно на декоративных насаждениях этого кустарника.

Подосфера айвовой формы (*P. oxycanthae f. sudoniae*) довольно широко распространена на айве. Этот гриб поражает главным образом листья, на которых развиваются пятна плотной бурой грибницы с конидиями, а позднее с клейстотециями. Сливаясь, пятна могут покрывать весь лист. Споронии сходны с таковыми у других форм этого вида.

Подосфера грушевой формы (*P. oxycanthae f. piri*) паразитирует на листьях обыкновенной и уссурийской груш. На втором виде гриб распространен на Дальнем Востоке. Налет грибницы на листьях сероватый, исчезающий ко времени образования клейстотециев. Последние располагаются группами вдоль жилок, они темно-коричневые, почти черные, с радиально расположенными придатками.

Гриб появляется в середине лета, чаще сначала в питомниках. Зимует он на пораженных растительных остатках, в почках и побегах в виде клейстотециев или мицелия. На Дальнем Востоке гриб встречается во всех районах произрастания уссурийской груши, а также на гибридах с ней других видов. Меры борьбы с этим грибом те же, что и с мучнистой росой яблони.

Мучнистая роса сливы (*P. tridactyla*) паразитирует на различных косточковых плодовых породах, на листьях которых развивается паутинистая или пленчатая слабо развитая грибница, часто исчезающая ко времени появления клейстотециев.

Конидии эллипсоидальные или бочковидные в коротких цепочках. Клейстотеции чаще развиваются на нижней стороне листьев, они шаровидные, с 3—7 расположенными на их вершине придатками, у основания коричневыми, к вершине бесцветными.

Мучнистая роса слив распространена широко. У мучнистой росы слив описано несколько специализированных форм, приуроченных к разным видам растений: *f. armeniaca* развивается на листьях абрикоса, *f. padi* — на черемухе, *f. pruni* — на сливе и алыче, *f. laurocerasi* — на лавровишне. Последняя форма чаще встречается только в конидиальной стадии, носящей название *Oidium passerinii*.

Мучнистая роса на абрикосе появляется во второй половине лета в запущенных садах или в случае слишком густой посадки деревьев. Гриб перезимовывает на пораженных частях растений, по-видимому, в стадии клейстокарпиев.

Созревающие в начале лета аскоспоры являются источником первичной инфекции. Эта форма распространена на Дальнем Востоке в местах произрастания местных видов абрикоса. В Советском Союзе встречается также в Крыму, но только в конидиальной стадии.

Форма гриба на сливах, поражающая сливы и алычу, наиболее распространенная. Она паразитирует на листьях и побегах указанных растений. Особенно сильно вредит саженцам в питомниках. Зимует гриб или на растительных остатках в виде клейстотециев, или в виде грибницы на побегах. Грибница весной отчленяет конидии, заражающие растения. Заражение возможно также от аскоспор, созревающих к весне в клейстотециях. Меры борьбы те же, что и с мучнистой росой яблони.

Мучнистая роса черники (*P. myrtilina*) встречается на листьях черники, где можно находить его слабо развитую грибницу, совершенно исчезающую ко времени созревания клейстотециев. Последние чаще всего образуются на нижней стороне листа, они шаровидные с 4—10 придатками, расположенными раскидистым пучком на верхней части клейстотеция, иногда отходящими от него почти радиально. У этого гриба известна и конидиальная стадия. Сведений об этом грибе очень мало, возможно, потому что его трудно обнаружить, так как грибница его быстро исчезает. Иногда этот гриб находят в Подмосковье в начале июня.

Близкий к мучнистой росе черники гриб *P. major* паразитирует на голубике. Его конидиальная стадия не найдена.

Мучнистая роса спиреи (*P. minor*) мало распространена в нашей стране. Гриб встречается лишь в некоторых районах Восточной Сибири. Он развивается на обеих сторонах листьев в виде белого паутинистого налета, позднее разрушающегося.

На грибнице образуются конидии и в изобилии клейстотеции. Последних больше на нижней стороне листа, они темно-коричневые, с характерными, дугообразно изогнутыми придатками.

P. erineophila — очень интересный гриб, живущий только на галлах, образуемых на листьях березы клещиком *Erineophilus minor*. На здоровую (негалловую) часть пластинки листа гриб не переходит. Грибница нежная, паутинистая, исчезающая. Конидиальная стадия неизвестна. Клейстотеции шаровидные, коричневые, придатки их расположены в верхней части, вильчато разветвленные. Этот гриб описан Н. А. Наумовым в 1917 г. в Лужском районе Ленинградской области. Больше он нигде не найден.

Род Микросфера (*Microsphaera*)

К этому роду относятся мучнисторосные грибы, имеющие хорошо заметную грибницу, развивающуюся на пораженных органах растений. Конидии одиночные на вершинах удлинённых конидиеносцев или в цепочках. Клейстотеции чаще шаровидные. Придатки у них располагаются по экватору, приподнимаются кверху, с грибницей не переплетаются, жесткие, прямые или дугообразно изогнутые, на вершине дихотомически разветвленные, часто повторно, конечные ветви придатков иногда загнуты назад. В каждом клейстотеции развивается несколько сумок, имеющих по 3—8 спор (рис. 86).

Микросфера дуба (*Microsphaera alphitoides*) — паразит на листьях и побегах дуба, вызывающий одну из широко распространенных в Советском Союзе болезней этого растения. При поражении дуба этим грибом на листьях и стеблях молодых побегов развивается белый порошащийся налет грибницы и конидий, при помощи которых происходит распространение паразита в течение лета (табл. 9). К осени появляется сумчатая стадия. Клейстотеции сперва бледно-желтые, позднее коричнево-черные. Внутри их развиваются сумки со спорами.

Мучнистой росой заражаются преимущественно молодые ткани. Поэтому болезнь особенно сильно развивается на поросли, часто приводя к засыханию побегов. Повреждение дубов скотом, а также заморозки, приводящие к появлению поросли, способствуют развитию мучнистой росы.

Возбудитель мучнистой росы дуба появился в Европе в 1907 г., сначала во Франции и Германии, а затем и в других странах. Этот гриб поражает главным образом европейские дубы и их разновидности, известен он не только в Европе, но и в Азии и Северной Америке. Американские дубы устойчивы к этому паразиту. А. А. Ячевский считает возбудителя мучнистой росы дуба европейским видом, но, вероятно, обособившимся в начале XX в. и попавшим в благоприятные для его развития условия, вследствие чего ему удалось так быстро распространиться по огромной территории.

Следует отметить, что в Америке на местных видах дуба паразитируют другие виды мучнисторосных грибов.

Конидиальная стадия в средней полосе европейской части Советского Союза чаще появляется во второй половине июня — начале июля, в более южных районах — несколько раньше, на крайнем юге европейской части СССР иногда даже в мае. Наиболее обильное развитие этой стадии наступает в июле — августе, реже в сентябре. Первые клейстотеции появляются через 1—1,5 месяца после появления конидий. Массовое их образование происходит в августе — сентябре. Наиболее обильное развитие клейстотециев происходит

при жаркой сухой погоде во второй половине лета и достаточном освещении листьев. Меньше их бывает в дождливые годы. Созревание клейстотециев у *Microsphaera alphitoides* происходит неравномерно. Даже поздней осенью можно находить незрелые плодовые тела.

Зимовка возбудителя мучнистой росы дуба в европейской части СССР происходит в основном в виде клейстотециев. Весной гриб появляется обычно сначала на тех участках, где с осени было много клейстотециев. На участках, где их не было, поражение листьев мучнистой росой происходит на 2—3 недели позднее. Перезимовка гриба в виде грибницы в европейской части СССР происходит редко и практическое значение его невелико. Однако в условиях теплого и влажного климата Западной Европы, а в Советском Союзе, в южных районах, например в Причерноморье, возбудитель мучнистой росы дуба зимует в виде грибницы, проникающей в почки зараженных побегов.

Для борьбы с мучнистой росой дуба важно проведение мероприятий, устраняющих появление восприимчивых к этой болезни побегов. В питомниках и молодых культурах дуба возможно применение химических мер с использованием препаратов серы.

Мучнистая роса дуба может вызываться и другим грибом — *Microsphaera hurophylla*. Этот гриб отличается от предыдущего вида как по характеру поражения, так и по морфологии спорониев. Конидиальная стадия его обычно развивается на нижней стороне листа, реже на верхней. Совсем не отмечено поражение этим грибом побегов.

Грибница белая, слабо заметная, равномерно покрывающая большую часть листовой пластинки, не образуя резко очерченных пятен. Конидии на конидиеносцах одиночные, реже в коротких цепочках. Обычно конидий немного. Лишь изредка образуются из них небольшие скопления в виде заметных белых крупинок.

Сумчатая стадия развивается ежегодно, на большинстве зараженных листьев, но только на нижней их стороне. Клейстотециев обычно много, они рассеяны по всему листу. Они легко отделяются от грибницы и, сцепляясь своими придатками по нескольку штук, образуют комочки, постепенно опадающие с зараженных листьев.

Строение клейстотециев характерное для рода *Microsphaera*, сумок в них по 6—9.

M. hurophylla перезимовывает в виде клейстотециев. Новая листва заражается аскоспорами в июне. Тогда же появляется и конидиальная стадия. Однако массовое появление гриба происходит во второй половине июля и особенно в августе. Гриб заражает листья всех сроков появления: как на весенних, майских побегах, так и на летних, в июне — июле. Реже гриб можно находить на листьях, появившихся в первой половине августа. При заражении более старых листьев развитие на них грибницы бывает очень слабым, конидие-

носцев и конидий на ней мало. Гриб почти незаметен. На молодых листьях налет грибницы бывает более густой, конидий образуется больше, гриб на таких листьях иногда развивается и на верхней стороне листа.

А. А. В л а с о в рассматривает этот вид как более старый (ранее появившийся) по сравнению с *M. alphitoides*. Возможно, последний вид является мутантом *M. hyporhylla*, нашедшим благоприятные условия для своего развития. Сам же этот гриб, вероятнее всего, выделился из сборного вида *M. penicillata*.

Микросфера, или мучнистая роса, крыжовника (*M. grossulariae*) поражает листья крыжовника, на верхней поверхности которых образуется нежный, малозаметный паутинистый налет, состоящий из грибницы и конидий в виде редких цепочек. Позднее развиваются клейстотеции, а в них сумки со спорами. В виде клейстотециев гриб зимует. Этот гриб встречается как в Европе, так и в Америке, однако большого вреда не приносит.

Мучнисторосые грибы из рода *Microsphaera* со сходной биологией встречаются часто. Например *M. berberidis* можно обнаружить на разных видах барбариса. Распространяясь во влажных местах, в Узбекистане он поражает барбарис в горных условиях, встречаясь выше других мучнисторосых грибов. На жимолости (*Lonicera*) распространена повсеместно *M. lonicerae*.

Микросфера на березе (*M. betulae*) — распространенный вид рода микросфера. Для него характерно наличие коротких придатков клейстотециев. Поражаются разные виды берез в европейской и азиатской частях Советского Союза.

Микросфера на грецком орехе (*M. juglandis*) встречается в Киргизии, Казахстане и Узбекистане. У грецкого ореха поражаются листья, которые при сильном развитии гриба засыхают.

Род Унцинула (*Uncinula*)

Мучнисторосые грибы, относимые к роду унцинула, имеют шаровидные клейстотеции, вдавливающиеся снизу при высыхании. Весьма характерны придатки, жесткие, часто многочисленные, простые или вильчато разветвленные, со спирально закрученными концами. Конидии и грибница мало отличаются от таковых у других мучнисторосых грибов.

Пепелица (*Uncinula necator*) — один из опаснейших паразитов виноградной лозы, приносящий в годы массовых вспышек огромные потери винограда. Родина этого гриба — Северная Америка, откуда он был завезен в Европу в середине XIX в.

Пепелица поражает листья, побеги и ягоды виноградной лозы, на которых развивается мучнисто-белый, затем буряющий налет. На пораженных местах возникают некрозы, ягоды рас-

трескиваются, засыхают или загнивают. Иногда погибает 65—100% гроздей.

После того как возбудитель пепелицы появился в Европе, он долго развивался лишь в конидиальной стадии, получившей название *Oidium tuckeri*. В нашей стране клейстотеции этого гриба были обнаружены лишь в 1925 г. на Южном берегу Крыма К. Н. Д е к е н б а х о м. В европейской части СССР значение сумчатой стадии в развитии гриба невелико, так как к весне клейстотеции обычно заполняются бактериями и плесневыми грибами, а находящиеся в них споры гибнут. Гриб зимует внутри почек винограда и на однолетних побегах в виде грибницы с утолщенной оболочкой или специальных узловатых ее видоизменений. Весной на грибнице развиваются конидии, заражающие растения.

В Средней Азии у гриба обильно развиваются клейстотеции. Аскоспоры в них хорошо перезимовывают, и весной часто именно они заражают растения. Однако здесь не исключена и зимовка грибницы. Иногда аскоспоры созревают еще осенью, тогда же заражают растения, и гриб зимует в виде образовавшейся в результате осеннего заражения грибницы.

Интересно, что размеры конидий у возбудителя пепелицы варьируют в течение сезона. Наиболее мелкие конидии развиваются осенью. Однако при заражении растений такими конидиями образуются не мелкие, а крупные конидии.

Для борьбы с мучнистой росой винограда рекомендуют применение препаратов серы или обработку растений комбинированными препаратами, содержащими медь и другие вещества.

Унцинула ив (*Uncinula salicis*) паразитирует на ивах и тополях, на которых развиваются специализированные (приуроченные к каждой из этих пород) формы.

При поражении этим грибом на обеих поверхностях листа развивается белая войлочная грибница, сначала в виде отдельных пятен, затем покрывающая весь лист. Гриб имеет конидиальную и сумчатую стадии развития. Унцинула паразитирует как в европейской, так и азиатской части Советского Союза.

Род Филлактиния (*Phyllactinia*)

Мучнисторосые грибы, относящиеся к этому роду, паразитируют на древесных и кустарниковых растениях. Эти грибы имеют ряд характерных отличий от других родов эризифовых. Грибница филлактинии паутинистая, часто исчезающая, дающая короткие отростки, проникающие в межклеточные ходы через устьица. Эти отростки внедряются в соседнюю с устьищем клетку. Конидии у филлактинии одиночные, образующиеся на вершине довольно длинного конидиеносца.

Клейстотеции имеют два вида придатков. Одни из них жесткие, шиловидные, заостренные

на концах и вздутые у основания, расположенные по экватору клейстотеции; другие — мягкие, ослизняющиеся, расположенные на вершине клейстотеции, собранные в кисть. В обычных условиях придатки первого рода располагаются горизонтально. При уменьшении влажности часть оболочек вздутых, которые находятся у основания придатков, сморщивается, придатки в связи с этим опускаются и упираются острыми концами в субстрат, клейстотеции приподнимаются над поверхностью субстрата. Поэтому бывает достаточно небольшого движения воздуха, чтобы клейстотеций оторвался от места, где развивался гриб, и перенесся на другое место. При этом в воздухе клейстотеций переворачивается вершиной вниз и, попав на какую-либо поверхность, приклеивается к ней при помощи слизи, выделяющейся придатками второго рода (рис. 86).

Таким образом, придатки первого рода служат своеобразным механизмом, способствующим расселению гриба, а придатки второго рода — средством, удерживающим гриб на новом субстрате.

В роде *филлактиния* (*Phyllactinia*) несколько видов, из которых наиболее распространен *Ph. suffulta*, состоящий более чем из 60 специализированных форм. Из них чаще всего встречаются формы, поражающие ольху, березу, лещину, шелковицу. Последняя форма приносит довольно существенный вред шелководству, так как пораженные листья неохотно поедаются шелкопрядами.

Род Левейюла (*Leveillula*)

Мучнисторосые грибы из этого рода распространены в южных районах земного шара, главным образом в Средиземноморье, Юго-Восточной Азии, отчасти в Южной Америке, некоторых местах Африки и теплых районах Северной Америки (Калифорния, Техас). Жизнь в жарких, засушливых условиях привела к появлению у этих грибов эндотического мицелия, распространенного внутри тканей питающих растений. Предполагают, что это вторичное свойство — своеобразная защита грибов от жары и сухости воздуха.

После проникновения гриба в растение сначала развивается эндотическая грибница, простирающаяся в межклетниках под эпидермисом, где образуются небольшие сплетения ее. Затем грибница проникает в межклетники паренхимных тканей, в клетки которых внедряются гаустории. Отдельные нити грибницы через устьица выходят на поверхность листа или другого пораженного органа растений, образуя там довольно длинные конидиеносцы, на вершине которых развивается по одной первичной конидии. Такой тип образования конидий носит название *оидиопсис* (*Oidiopsis*). От основания конидиеносцев выходят ветви, развивающиеся во вторичную поверхностную — уже эктофитную грибницу. Первичные ко-

нидии отпадают, и на их месте развиваются вторичные конидии. При помощи конидий происходит распространение мучнисторосых грибов в течение вегетационного периода. У грибов из рода левейюла конидиальная стадия часто развивается почти до конца вегетации растений и лишь осенью появляются клейстотеции, вначале округлые, затем сильно вдавленные с вершины, почти чашевидные, с простыми многочисленными придатками, расположенными на нижней стороне плодового тела (см. рис. 86). Сумок много, в них развиваются чаще всего 2 споры.

В нашей стране левейюла распространена в Средней Азии, на юго-востоке и юге европейской части, редко — в более северных районах. Грибы, относящиеся к этому роду, теплолюбивы и поэтому появляются обычно во второй половине лета, а клейстотеции у них развиваются лишь в сентябре — октябре.

В 1987 г. советские микологи В. П. Г е л ю т а и С. А. С и м о н я н на основе особенности морфологии конидий разделили род левейюла на 3 подрода, а каждый из подродов на секции. Каждая секция состоит из одного или нескольких видов, имеющих характерную форму конидий.

Интересно, что виды родов левейюла и эризифе на одних и тех же растениях в средней полосе и на юге СССР часто как бы заменяют друг друга. Например, на картофеле в Средней Азии паразитирует *Leveillula solanacearum*, а в европейской части СССР на том же растении — *E. cichoracearum*; на моркови в Средней Азии — *L. umbelliferarum*, а в европейской части СССР — *E. cichoracearum*. Такая взаимозаменяемость навела на мысль о происхождении рода левейюла от рода эризифе путем образования внутриклеточного мицелия и своеобразного конидиального споронения. Это оказалось целесообразным в связи с развитием грибов в сухом жарком климате и необходимостью защиты мицелия от высыхания.

Некоторые грибы рода левейюла вызывают опасные заболевания культурных и дикорастущих полезных растений.

Мучнистая роса хлопчатника (*L. malvacearum f. gossypii*) поражает листья этого растения. Она изредка встречается в южных районах Средней Азии. Другая форма этого вида довольно часто сильно поражает листья кенафа.

Мучнистая роса бобовых (*L. leguminosarum*) паразитирует на многих бобовых растениях. Особенно большой вред приносит люцерне, фасоли, отчасти эспарцету и некоторым другим.

Мучнистая роса зонтичных растений (*L. umbelliferarum*) сильно вредит, например, моркови.

Мучнистая роса саксаула (*L. saxaouli*) местами вызывает поражение побегов, которые желтеют, а при сильном поражении опадают. Болезнь может нарастать весь вегетационный период, особенно усиливаясь к осени. Сильный дождь может смывать наружную грибницу, и видимая степень

заражения растений уменьшается. Однако внутренняя грибница остается живой, а через несколько дней болезнь снова начинает развиваться.

Род Трихокладия (Trichocladia)

У грибов из этого рода обычно хорошо развиты грибница и цилиндрические конидии, расположенные поодиночке на вершине довольно длинных конидиеносцев. Клейстотеции, имеющие вначале обычную форму, при высыхании вдавливаются снизу. Вследствие этого они отрываются от несущей их грибницы, становясь таким образом свободными. Придатки мицелия чаще всего длинные, гибкие, извилистые, на концах тем или иным способом разветвленные. Они расположены на вершине клейстотеция пучком и обычно переплетаются друг с другом и с придатками соседних плодовых тел. Как указывалось, клейстотеции у грибов из рода трихокладия отрываются от грибницы, а так как соседние клейстотеции соединены друг с другом (поскольку у них переплетаются придатки), то часто от грибницы отделяется сразу большая группа плодовых тел. Подхваченные воздушными течениями, клейстотеции переносятся на другие растения, а находящиеся в них споры вызывают новые заражения.

Некоторые микологи виды мучнистой росы *трихокладия* (Trichocladia) включают в род *микросфера* (Microsphaera), выделяя их в отдельную секцию. Широко распространена *микросфера Пальчевского* (M. palczewskii) на желтой акации, ранее относимая к роду Trichocladia. Также перенесены в род *микросфера* некоторые мучнисторосные грибы, развивающиеся на бобовых растениях, например *Astragalus*, некоторых видах *Vicia*, *Cytisus*.

Род Сферотека (Sphaerotheca)

Мучнисторосные грибы, относящиеся к роду *сферотека* (Sphaerotheca), развивают на поверхности пораженных органов растений паутинистую, мучнистую грибницу, у многих видов уплотняющуюся до войлочной. Сначала грибница белая, затем темнеющая, до темно-коричневой. Конидии собраны в цепочки. Клейстотеции шаровидные, с простыми, извилистыми, переплетающимися с грибницей придатками. В клейстотециях развивается по одной сумке (рис. 86). В роде *сферотека* немного видов. Однако большинство из них — опасные паразиты высших растений, приносящие большой вред.

Родина американской *мучнистой росы*, или *сферотеки крыжовника* (S. mors-uae) — Северная Америка, откуда гриб расселился по многим странам. Интересно, что на родине паразита встречаются наиболее устойчивые к нему сорта крыжовника (Американский горный, Хаутон и др.). *Сферотека крыжовника* была завезена из

Америки в Россию в 1901 г. Быстро распространившись по стране, она приносила громадный вред.

Американская мучнистая роса поражает листья, побеги и ягоды крыжовника. Сильно пораженные кусты гибнут. Заболевшие ягоды не развиваются до зрелости, теряют товарную ценность, а если у них поражается плодоножка, то они осыпаются еще до созревания. Иногда уже в начале июня под большими кустами можно видеть большое количество опавших ягод, зараженных мучнистой росой.

Сферотека крыжовника зимует в виде клейстотециев на пораженных побегах и опавших больных ягодах. Сумкоспоры в них созревают чаще после перезимовки, следующей весной. Выбрасывание спор обычно происходит в первые теплые дни, что совпадает со временем распускания почек. Разумное применение химических препаратов по борьбе с мучнистой росой отодвигает сроки созревания клейстотециев, иногда даже до последней декады июня. Поскольку ягоды крыжовника восприимчивы к мучнистой росе лишь в первой фазе развития, примерно до половины нормальной величины, то позднее выбрасывание аскоспор приводит к тому, что они попадают на уже устойчивые к болезни ягоды, которые в связи с этим остаются здоровыми. В случае позднего созревания аскоспор устойчивыми к мучнистой росе становятся также и побеги. Таким образом, обработка кустов крыжовника фунгицидами не только снижает заболевание в текущем году, но и способствует меньшему поражению растений в следующем. В борьбе с этим грибом помогают также меры, уменьшающие запасы заразного начала (обрезка побегов, перекопка почвы и т. д.).

Сферотека крыжовника поражает и черную смородину. Особенно большой вред при этом мучнистая роса приносит при поражении точки роста побегов: побеги развиваются слабо и деформируются. Сильно страдает также от сферотеки золотистая смородина, используемая как декоративный кустарник. Кроме того, сферотека может заражать красную и белую смородину.

Мучнистая роса, вызываемая грибом *S. pannosa*, имеет две специализированные формы, из которых одна паразитирует на персиках, а другая — на розах.

Мучнистая роса персика поражает листья, плоды и побеги растения, на которых вначале развивается белый паутинистый, затем плотный темнеющий налет. Конидии образуются обильно, клейстотеции развиваются редко. Пораженные листья скручиваются и отмирают, побеги искривляются, концы их засыхают, плоды растрескиваются и загнивают.

Возбудитель мучнистой росы персика перезимовывает на пораженных побегах в стадии грибницы, на которой весной отчлениваются конидии. Клейстотециев образуется очень мало, к тому же споры в них к весне чаще всего гибнут, поэтому

роль их в перезимовке гриба весьма невелика. Весной мучнистая роса впервые появляется на листочках тех побегов, где гриб перезимовал. Постепенно гриб захватывает вновь появляющиеся листья, а затем и плоды.

Эта форма гриба поражает также миндаль в Средней Азии, где от нее большей частью страдают деревья, произрастающие в нижней части склонов. В горах число больных растений меньше.

Для борьбы с мучнистой росой обрезают больные побеги и обрабатывают деревья химикатами.

Форма мучнистой росы на розах — один из наиболее вредоносных паразитов этих растений. Он поражает побеги, листья, бутоны (рис. 88). Биология возбудителя та же, что у формы того же гриба, поражающего персики.

Мучнистая роса роз распространена повсеместно, как на дикорастущих, так и на культурных розах. В Белоруссии заболевание появляется сначала на сеянцах диких местных видов роз, используемых в качестве подвоя, а затем уже переходит на культурные сорта. В Средней Азии гриб встречается далеко в горах на разных высотах, сильно поражая разные виды шиповника. Устойчивы к мучнистой росе морщинистая и полнантиковая розы, негибридные чайные розы секции *Lutea*. Большинство ремонтантных роз, а также центифолиевые и махровые розы сильно страдают от мучнистой росы. У чайных гибридов поражение зависит от сорта. Методы борьбы с мучнистой росой роз те же, что и с мучнистой росой персика.

Два вида из рода *сферотека* многоядны: они поражают многие растения из разных семейств. Однако внутри этих видов имеются специализированные формы: у *S. macularis* таких форм более 24, у *S. fuliginea* — около 82. Указанные виды различаются между собой по строению клейстотециев. Они достаточно широко распространены и паразитируют как на дикорастущих, так и на культурных растениях.

Чаще всего встречаются следующие формы: *S. fuliginea* f. *cucurbitae* паразитирует на различных тыквенных растениях, главным образом в относительно южных районах СССР. Для этой формы характерно быстрое побурение мицелия. Конидии образуются обильно. Клейстотеции довольно редки и появляются в конце вегетации растений.

В средней и северной полосе европейской части СССР мучнистую росу тыквенных чаще вызывает гриб *Erysiphe cichoracearum* (с. 129).

S. filiginea f. *taraxaci* паразитирует на одуванчиках, в том числе и на кок-сагызе. Зимует гриб в стадии клейстотециев.

Местами различные формы *S. fuliginea* вредят пионам, ноготкам, дельфиниуму, таволге и другим растениям. Биология их не отличается от описанных выше форм.

У *S. macularis* большой вред приносит форма, поражающая хмель (как обычный, так и япон-

ский). При этом плотный слой грибницы покрывает листья, черенки, побеги и шишки. Заболевшие побеги прекращают расти, а шишки буреют, сохнут, и в них понижается количество алкалоида лупулина. Зимует гриб в стадии клейстотециев. Для борьбы с болезнью растения обрабатывают серой.

S. macularis f. *fragariae* — паразит земляники, у которой заболевают листья и ягоды. Паразит зимует в стадии клейстотециев, а чаще в виде грибницы. Болезнь особенно сильно развивается в условиях высокой влажности. Для борьбы с мучнистой росой землянику обрабатывают серой.

ПОРЯДОК СОРДАРИЕВЫЕ (SORDARIALES)

Сордариевые — обширный порядок грибов, насчитывающий около 560 видов, входящих в 74 рода 5 семейств. Преимущественно это сапротрофы на почве и помете животных. Некоторые представители порядка разрушают целлюлозу, есть микофильные виды, обитающие на других грибах.

Плодовые тела почти всегда — типичные перитеции (см. рис. 72), мелкие, диаметром обычно не более 2 мм, округлые или грушевидные, с поло-



Рис. 88. Побеги розы, пораженные мучнистой росой.

стью внутри, сообщающиеся с внешним миром при помощи узкого отверстия — поруса, часто в виде шейки (остиоли); реже порус отсутствует. Стенки перитециев кожистые, обычно темные. Перитеции могут располагаться свободно на субстрате или быть в него в той или иной мере погруженными.

Сумки у сордариевых могут быть булавовидными или цилиндрическими, часто со светопреломляющим кольцевым утолщением на вершине, иодом не окрашиваются (неамилоидные).

Аскоспоры одноклеточные или многоклеточные с проростковыми порами, чаще всего темные. Нередко они снабжены слизистыми чехлами или придатками, иногда могут выходить в виде общего тяжа. Наличие слизи на поверхности спор часто рассматривается как характерный признак видов, обитающих на помете (копрофилов), поскольку предполагается, что споры со слизью, обладая

клеякостью, способствуют распространению этих грибов.

СЕМЕЙСТВО ХЕТОМИЕВЫЕ (CHAETOMIACEAE)

Представители семейства — типичные сапротрофы, обитающие преимущественно на растительных остатках, активно участвуя в их разложении. Некоторые из них разрушают неорганические материалы или обитают на навозе.

Перитеции у этих грибов темные, обычно с выводным отверстием, но бывают и без него, как у представителей рода *хетомидиум* (*Chaetomidium*). Они покрыты придатками в виде щетинок и волосков. Верхушечные волоски могут быть редкими, слабо развитыми, как у представителей рода *ахетомиелла* (*Achaetomiella*), или хорошо развитыми, простыми или разветвленными. У представителей рода *фарровия* (*Farrowia*) они срастаются в нижней части в длинный трубковидный воротничок. Сумки в пучках, с быстро расплывающейся оболочкой, без парафиз, с 4 или 8 спорами. Споры одноклеточные, окрашенные.

Свыше 80% видов (около 200) относится к роду *хетомиум* (*Chaetomium*). Волоски на вершине перитеция у них обычно закрученные, простые или разветвленные (рис. 89). Они могут служить хорошим диагностическим признаком при идентификации видов. Например, они могут быть волнистыми по всей длине или, как у *Chaetomium murorum*, делать на вершине только один или два спиральных завитка; могут оканчиваться бесцветными вздутиями, как у *Ch. zopfii*. Окраска их тоже различна: у *Ch. murorum*, например, она зеленоватая, у *Ch. cochlioides* темно-лимонная, а у одного из его мутантов розовая.

Аскоспоры видов этого рода распространяются насекомыми и другими животными. Они очень устойчивы к воздействию внешних условий и в сухом состоянии могут сохранять жизнеспособность свыше 25 лет.

На различных субстратах нередко встречаются виды этого обширного рода. Некоторые из них наносят значительный ущерб хозяйству, разрушая клееные конструкции (фанеру) и древесину. В то же время грибы рода *хетомиум* часто развиваются не только на деревянных частях зданий, но и на штукатурке, росписи старых зданий, а *Ch. globosum* поражает также ткани и кожу, папки архивных дел и даже бумагу, ламинированную полиэтиленом. Разрушительное действие этих грибов особенно ощутимо в условиях тропического климата.

СЕМЕЙСТВО ЛАЗИОСФЕРИЕВЫЕ (LASIOSPHAERIACEAE)

Представители этого семейства обитают на навозе или гниющей древесине. Перитеции темные, с выводным отверстием или без него. Сумки удли-

ненно-булавовидные, со специальным приспособлением для выбрасывания аскоспор (апикальным аппаратом) или без него. В последнем случае сумки быстро расплываются при созревании. Аскоспоры могут сильно варьировать как по окраске (от бесцветной до бурой), так и по форме (от одноклеточных до многоклеточных.) Отличительная особенность спор в этом семействе — наличие слизистых придатков, иногда в виде довольно длинных хвостов, тогда как общая слизистая оболочка обычно отсутствует.

На навозе травоядных животных часто в изобилии встречаются виды рода *подоспора* (*Podospora*). Их грушевидные кожистые перитеции снаружи шерстистые и могут иметь щетинки вокруг поруса. В генетических исследованиях широко используется *подоспора гусиная* (*Podospora anserina*). В сумках этого вида по 4 аскоспоры, каждая из которых двухъядерная. У большинства таких спор ядра имеют разный половой знак (+ и —), так что развивается из этих спор гетерокариотичный гомоталлический мицелий. Реже споры дают начало гетероталлическому мицелию.

СЕМЕЙСТВО МЕЛАНОСПОРОВЫЕ (MELANOSPORACEAE)

Малочисленное (около 45 видов из 5 родов) семейство меланоспоровых, так же как и хетомиевых, часто считают довольно примитивным. Перитеции у этих грибов прозрачные, от желтых до светлорыжих тонов, с порусом или без него, могут быть с довольно длинными носиками, часто несущими у отверстия щетинки (рис. 90). Сумки у его представителей, как и у хетомиевых, рано ослизняются. Также ослизняются имеющиеся здесь парафизы. Аскоспоры бурые, освобождаются в виде общего тяжа, обычно с двумя порами, без перегородок, гладкие или с хорошо выраженной ornamentацией. Слизистый чехол на них отсутствует.

В семействе меланоспоровых крайне редко встречаются конидиальные спороношения.

Грибы наиболее представительного рода *меланоспора* (*Melanospora*) обнаруживаются на всевозможных разлагающихся субстратах животного и растительного происхождения, реже паразитируют на насекомых или на энтомофильных грибах-паразитах, являясь, таким образом, гиперпаразитами. Многие виды рода *меланоспора*, обычные на растительных остатках, проявляют комменсальные свойства. Они не растут или не образуют плодовых тел иначе как находясь вместе с определенными видами других грибов, образующих определенные стимулирующие вещества. Такими грибами могут быть некоторые виды из родов фузариум, аспергилл и др. Экстракты культур этих грибов при добавлении к культурам меланоспоры также стимулируют их развитие.

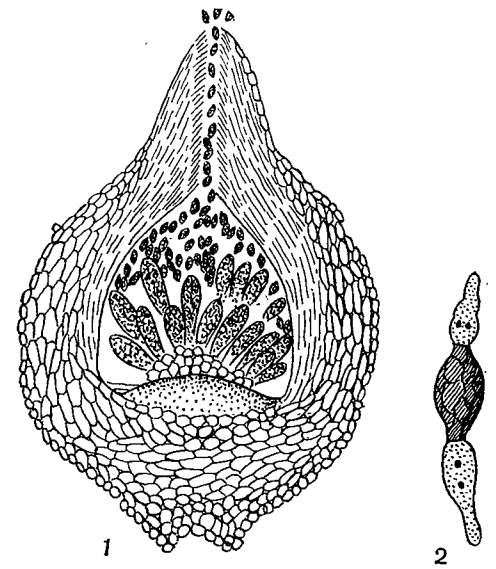


Рис. 90. Меланоспора (*Melanospora*): 1 — перитеций; 2 — прорастающая аскоспора.

СЕМЕЙСТВО СОРДАРИЕВЫЕ (SORDARIACEAE)

Это небольшое по числу видов семейство (около 40 видов из 8 родов) объединяет типичных представителей порядка сордариевых. Большинство их — широко распространенные копрофильные грибы, развивающиеся на навозе травоядных животных, реже — обитатели почвы. Перитеции их черные или темно-коричневые, высотой 1—2 мм, свободные или погруженные в субстрат, гладкие или покрытые волосками (см. рис. 72). Они появляются обычно на смену *муковым* (*Mucorales*). Цилиндрические сумки имеют утолщенное апикальное кольцо. Аскоспоры — от бурых до коричнево-черных, эллипсоидальные, одноклеточные, реже с одной перегородкой, со слизистым чехлом, но без придатков.

С экономической точки зрения это семейство не имеет большого значения (хотя в экономике природы оно играет совершенно определенную роль), в то же время некоторые его представители служат излюбленными объектами лабораторных опытов.

Виды рода *сордария* (*Sordaria*) — сапротрофы, часто копрофильные. Они хорошо растут в культуре на искусственных субстратах. Споры у сордарий одноклеточные, эллипсоидальные, гладкие, со слизистым чехлом и порой у основания.

Сордария навозная (*Sordaria fimicola*) не имеет конидиального спороношения и размножается только аскоспорами. Ученые проводят детальные исследования в области физиологии и генетики этого гомоталлического вида. Он образует перитеции рано и в большом количестве, если содержание углеводов становится неблагоприятным для веге-

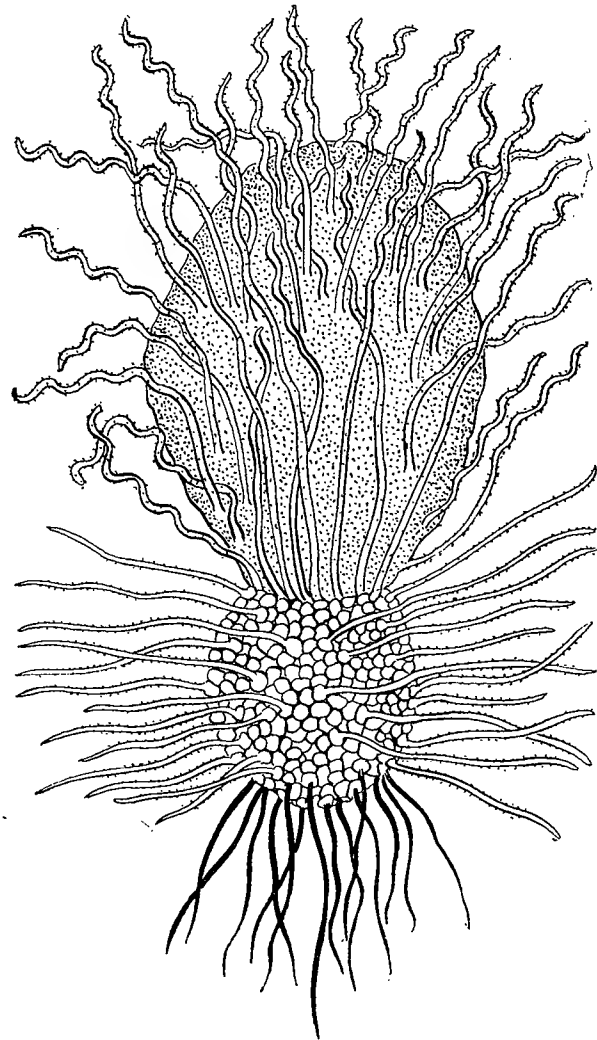


Рис. 89. Хетомиум (*Chaetomium*). Внешний вид перитеция.

тативного роста. Образование плодовых тел обильнее при pH больше 6. Образованию перитециев способствует биотин, у некоторых штаммов — т и а м и н. Биотин служит существенным фактором также для образования и созревания сумок, при очень низких концентрациях биотина возникают перитеции без сумок. Наблюдается прямая взаимосвязь между количеством добавляемого биотина и процентом образующихся зрелых аскоспор. Шейки перитециев у сордарии, как у большинства представителей семейства, положительно фототропичны.

К роду сордария очень близки роды *гелазиноспора* (*Gelasinospora*) и *нейроспора* (*Neurospora*).

Грибы рода гелазиноспора, как и другие представители семейства, — быстрорастущие грибы. Аскоспоры у них имеют ямчатую или сетчатую орнаментацию, а число проростковых спор варьирует от 1 до 8. Клетки мицелия у них многоядерные, причем ядра могут переходить через поперечные перегородки из клетки в клетку довольно легко. Мицелий окрашенный, количество пигмента зависит от вида субстрата. Как и многие другие грибы, виды этого рода нуждаются в биотине для роста и размножения. Ни один из известных представителей рода гелазиноспора не образует настоящих конидий. У некоторых бывают микроконидии, но их роль в воспроизведении вида сомнительна: в культуре они прорастают плохо и растут медленно.

Проводились опыты по скрещиванию *Gelasinospora autosteria* и *Sordaria brevicaulis*. Оба вида гетероталличны. В местах соприкосновения мицелиев в некоторых случаях в изобилии возникали перитеции, но сумки в них не развивались.

Из представителей этого рода можно назвать *гелазиноспору злаковую* (*Gelasinospora cerealis*) — почвенный гриб, возможно, вызывающий полегание пшеницы и овса. Его аскоспоры (в сумке их 8, как и у большинства сумчатых грибов) к моменту созревания становятся двухклеточными. У копрофильного вида *гелазиноспоры четырехспоровой* (*G. tetrasperma*) сумка имеет по 4 споры, в каждой из которых содержится по 2 ядра.

Грибы рода нейроспора чаще встречаются в конидиальной стадии, образуя микроконидии, а также скопления оранжевых или розовых конидий. Мицелий состоит из обильно ветвящихся гиф, клетки которых всегда одноядерные. Перитеции здесь, в отличие от большинства сордариевых, светлые. Аскоспоры имеют продольную исчерченность и лишены слизистого чехла, обычно у них по две проростковые поры (по одной на каждом конце). Эти грибы широко распространены в природе (особенно в почве) и издавна являются излюбленными объектами генетических исследований. Такой вид, как *нейроспора густая* (*N. crassa*), — пожалуй, наиболее популярный объект среди гаплоидных организмов, подобно тому как муха дрозофила — среди диплоидных.

На нейроспоре густой был особенно успешно применен тетрадный анализ, т. е. анализ, проводимый по гаплоидным продуктам мейоза. Этот метод дает возможность анализировать гаплоидные особи, развивающиеся из аскоспор; он впервые позволил непосредственно доказать, что менделевское расщепление является закономерным ходом мейоза, что оно представляет не статистическую, а биологическую закономерность. Этот метод позволил определить результаты кроссинговера непосредственно по гаплоидным продуктам мейоза, что необходимо для доказательства соответствия рекомбинантных зигот кроссинговерным гаметам.

Гриб *N. sitophyla* издавна в изобилии встречался в пекарнях. На рынках Явы долгое время пользовались спросом арахисные пирожные, окрашенные в оранжевый цвет этим грибом. Он также использовался в лабораториях, но очень скоро стал настоящим бичом, так как благодаря различным конидиям и быстрому росту он моментально распространялся по помещениям, заражая культуры (подобно злостным сорнякам на полях) и срывая опыты. Поскольку этот гриб нередко выделяется из почвы, все время существует опасность появления его в лабораториях, где так или иначе имеют дело с почвой. В случае его появления принимают самые строгие меры: временное прекращение работ, обработку помещения и посуды формалином и т. д.

Перитеции нейроспоры часто бывают недоразвитыми. В этом случае их называют склероциями.

ПОРЯДОК КСИЛЯРИЕВЫЕ (XYLARIALES)

Многочисленные виды ксилляриевых встречаются по всему земному шару, преимущественно как сапротрофы на коре и древесине — на суше и в морской воде. Реже это паразиты растений. Кроме свободноживущих грибов (около 1300 видов) к этому порядку могут быть отнесены некоторые микобионты лишайников.

Перитеции у ксилляриевых, как и у сордариевых, обычно черные, углистые, часто погруженные в строму, также нередко имеющую темные тона. Для представителей порядка характерен особый тип формирования карпоцентра (*Xylaria* — типа), отличительной особенностью которого является развитие сумок и парафиз из перитециальной стенки в виде гимениального слоя (а не в виде базального пучка). Парафизы, как правило, хорошо развиты, реже отсутствуют. Сумки — от эллипсоидальных до цилиндрических, часто с апикальным кольцом (оно может быть амилоидным или неамилоидным). Аскоспоры бесцветные или темные, одноклеточные или с перегородками, с проростковыми порами или без них, иногда со слизистыми чехлами или придатками. Из 4 семейств порядка рассмотрим 2.

СЕМЕЙСТВО ГЕЛОСПАЕРИЕВЫЕ (HALOSPHAERIACEAE)

Представители этого семейства встречаются в морях, преимущественно как сапротрофы на погруженной в воду древесине. Возникающие поодиночке плодовые тела обычно погруженные, с перифизами в устьичном канале. Сумки без апикального аппарата, рано разрушающиеся, без парафиз. Аскоспоры бесцветные или буроватые, одноклеточные или многоклеточные, обычно со слизистыми чехлами или придатками.

СЕМЕЙСТВО КСИЛЯРИЕВЫЕ (XYLARIACEAE)

У представителей этого семейства плодовые тела обычно погружены в строму. Правда, иногда последняя может быть развита очень слабо. Сумки, как правило, с апикальным кольцом, от иода часто окрашиваются в синий цвет (а м и л о и д н ы е). Темно-бурые аскоспоры имеют проростковую щель. Из разных частей света известно около 100 видов рода *розеллия* (*Rosellinia*), встречающихся преимущественно на древесине и коре (рис. 91). Крупные, диаметром более 0,5 мм перитеции развиваются на сплетении гиф или имеют двойную стенку, внешний слой которой по своей природе соответствует строме (например, у *Rosellinia aquila*). Плодовые тела могут быть также тесно скученными. Подавляющее большинство этих грибов — сапротрофы, но есть несколько опасных паразитов. Например, *R. aquila* вызывает загнивание шелковицы, *R. quercina* поражает дуб, *R. necatrix* заражает виноградные лозы, а также плодовые деревья (яблони, груши, сливы, абрикосы), иногда шелковицу и кофейное дерево. После того как пораженные органы растения-хозяина (преимущественно корни) отмирают, гриб продолжает свое развитие, образуя коричневые склероции, превращающиеся затем в пикниды с конидиеносцами, отчленяющими бесцветные конидии. Наконец образуются перитеции, почти округлые, только на вершине оттянутые в сосочковидный выступ, на котором имеется отверстие. Основание гиф более или менее погружено в рыхлое сплетение гиф. Между сумками расположены многочисленные нитевидные парафизы.

R. quercina поражает у молодых дубов корни, особенно в сырые, дождливые годы. Молодые (однолетние-трехлетние) дубки увядают, сохнут и гибнут. Отмирание начинается с верхушки стеблей. На корнях увядающего растения можно разглядеть черные шарики величиной с булавочную головку — склероции. Кроме того, местами на коре заметны еще нежные, нитевидные, ветвящиеся тяжи, состоящие из слабосросшихся гиф. Они протягиваются в почве от одного корня к другому и служат для распространения гриба. Если дубки со склероциями посажены летом в сырую почву, то склероции дают начало паутинистому мицелию, который распространяется по поверхности почвы.

Гифы, достигнув корней, обвивают их, проникают внутрь до самой сердцевины и довольно быстро убивают дерево. В живых паренхимных клетках коры гифы разрастаются, заполняя их полость плотным сплетением. Старые части корня защищены от проникновения мицелия пробковой тканью, но в случае повреждения они могут также поражаться. Летом на внешнем мицелии, образовавшемся из склероция, развиваются конидиеносцы с конидиями. На таком же мицелии развиваются перитеции. Аскоспоры прорастают только на следующий год, тогда как конидии прорастают тем же летом и обычно разносятся мышами и насекомыми.

Достаточно распространена во многих странах Старого и Нового Света так называемая «плесневая болезнь», или «белая гниль» винограда и фруктовых деревьев, вызываемая *R. necatrix*. В нашей стране встречается в первую очередь в Крыму и Молдове.

Все разводимые виды и сорта винограда подвержены этому заболеванию (конечно, в разной степени). Этим грибом также поражаются почти все плодовые деревья. Помимо этого, круг растений-хозяев гриба охватывает розы, дуб, бобы, картофель, ель, сосну и другие растения. Наиболее сильно гриб развивается в сырых местах, чаще всего на глинистых и мергелистых почвах. На таких почвах высшие растения бывают ослаблены из-за недостатка железа и марганца. Хотя общее количество железа и марганца может быть велико, эти элементы, особенно железо, находятся в форме двухвалентных ионов и не только недос-

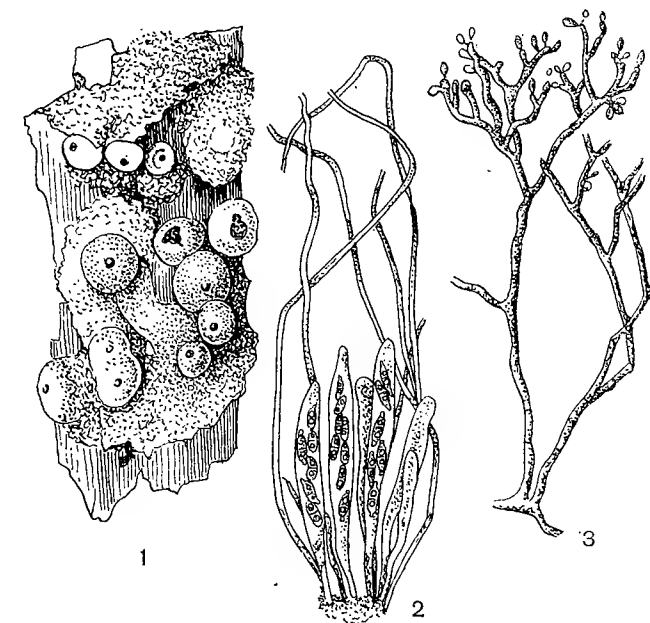


Рис. 91. Розеллия (*Rosellinia*): 1 — перитеций; 2 — сумка и парафизы; 3 — конидиальное спороношение.

тупны для растения, но и оказывают токсичное действие. По склонам холмов, на аллювиальных песках, известковых почвах заболевание растений наблюдается сравнительно реже.

Первоначально поражение винограда этим грибом легко можно спутать с поражением филлоксерой или с хлорозом. Заболевшее растение у основания начинает более обильно ветвиться. Листья его становятся мельче, более изрезанными, а потом желтеют и отмирают. В дальнейшем основание стебля становится бурым, ноздреватым и с этого места легко отпадает кора. Если срезать стебель у основания, из среза в изобилии, особенно весной и осенью, вытекает черное вещество, дающее реакцию на сахар. Виноград погибает через 1,5—2 года, фруктовые деревья — через 2—3 года. Это заболевание передается от одного растения к другому сравнительно медленно, но в густых насаждениях оно может распространяться быстрее.

Гриб может жить в почве как сапротроф. При благоприятных условиях мицелий появляется на поверхности корней, а также в виде тяжей, похожих на корни, — ризоморф (подобно ризоморфам опенка). Достигнув молодого корня, гриб убивает его токсинами и затем проникает в более старый корень, разрастаясь в его коре также в виде ризоморф, теперь уже внутренних. Ризоморфа ветвится, образуя клубневидные склероции и разрывая местами кору, где выходит наружу и развивается либо в паутинистый мицелий, либо в ризоморфу. Во время паразитической жизни гриба никаких спорониев не развивается. Только после гибели растения-хозяина, в сапротрофных условиях, он начинает развивать конидиеносцы с конидиями и перитеции, покрывая ими поверхность пораженных органов.

Ветвистые темные конидиеносцы появляются пучками на склероциях и мицелиях (рис. 91). Перитеции появляются по нескольку на склероциях. Они почти шаровидные, сверху слегка сплюснутые, с небольшим носиком. Оболочка их черная, углистая, ломкая. Споры черно-бурые, одноклеточные. Сумки перемежаются с многочисленными парафизами.

В качестве мер борьбы может быть эффективным дренирование почвы, а также уничтожение больных растений до их гибели, пока гриб не начал развивать спорониев.

У грибов рода *бискогниоксия* (*Biscogniauxia*) строма округлая, дисковидная, аморфно-корковатая, черная. Такова *бискогниоксия окаймленная* (*Biscogniauxia marginata*). Она обычно встречается на засохших ветвях и стволах рябины и других лиственных пород, где образует стромы в виде выступающей из-под коры плоской черной округлой чашечки с утолщенным шероховатым краем. Этот гриб не всегда существует сапротрофно и иногда поражает живые яблони, вызывая у них так называемый «иллинойский рак». Для стран

Старого Света это заболевание не указывалось. У других представителей семейства строма развивается целиком на поверхности субстрата. Однако у *устулины* (*Ustulina*) она, как и у представителей предыдущего рода, еще не имеет определенной формы. *U. deusta* покрывает поверхность стволов и ветвей сухих деревьев черными волнистыми корками часто внушительных размеров. Сначала они мягкие и покрыты конидиальным гимением, но затем становятся хрупкими, черными, углистыми.

У родов *гипоксилон* (*Hypoxylon*, табл. 11) и *дальдиния* (*Daldinia*) стромы приобретают более четкую форму. Они полукруглые или клубневидные. Однако молодые стромы выглядят еще как корковидные образования, напоминая стромы бискогниоксии. В некоторых случаях они могут и оставаться такими. На мицелии представителей обоих этих родов образуются очень изящные, часто характерно ветвящиеся конидиеносцы. Конидии возникают или по бокам их, как у *Нурохилона* *unitum*, или, как у *H. fuscum* или *H. coccineum*, на вершине, в плотной небольшой головке. Иногда конидиеносцы группируются в коремии. Обычно конидиеносцы встречаются во всему мицелию; реже они приурочены к поверхности молодой стромы. Во всех случаях перитеции развиваются после исчезновения конидиального спорония. Виды обоих родов обитают в основном на гниющей древесине и сухих ветвях.

Для гипоксилон характерны стромы, выглядящие на срезе однородными. Окраска их может быть от красноватой до бурой или черной. Часто на них в виде сосочков выдаются выводные отверстия перитециев. Обычно виды этого рода обитают как сапротрофы на древесине лиственных пород. *H. mammatum* может вызывать рак тополей.

У дальдинии стромы состоят из концентрических слоев. Отсюда и название очень обычного вида этого рода — *дальдиния концентрическая* (*Daldinia concentrica*). Этот гриб, встречающийся на отмерших стволах и ветвях березы и некоторых других лиственных пород, часто после лесных пожаров, имеет стромы диаметром до 5 см, обычно в зрелом состоянии углисто-черные.

Наиболее развитыми стромами в этом семействе обладают грибы родов *ксилярия* (*Xylaria*), *тамномицес* (*Thamnomycetes*) и *порония* (*Pogonia*). Стромы их расчленены на стерильную и фертильную части.

Род *ксилярия* — космополит, но особенно широко представлен в тропиках. Его виды встречаются преимущественно на мертвой древесине, значительно реже на навозе или сухих плодах (например, *X. sarcophila* на орешках бука). Из аскоспор развивается обширный мицелий, гифы которого объединяются в толстые тяжи. Последние показывают хорошо выраженный гелиотропизм, так что, даже начав развиваться под корой или внутри древесины дерева, они легко выходят на открытое

пространство. Постепенно из них формируются цилиндрические, булабовидные или ветвящиеся стромы (табл. 11). Растущая вершина стромы долгое время остается белой, покрытой правильным палисадным слоем конидиеносцев. Последние бывают одноклеточными и многоклеточными. В первом случае они отчлениают яйцевидные конидии, во втором случае на их вершине образуются веретеновидные конидии. У грибов двух американских видов (*X. tentaculata* и *X. trachelina*) конидиальные структуры возникают не непосредственно от стромы, а на специальных веточках, которые растут наподобие коремий от разветвленной стромы. Спустя довольно значительный промежуток времени, после того как исчезнут конидиальные структуры (обычно весной следующего года), ветви стромы булабовидно утолщаются в верхней части и образуют перитеции.

Тамномицес Шамиссо (*Thamnomycetes chamissonis*, рис. 92) развивается на сухой, еще не разложившейся древесине, лежащей на поверхности земли в лесах. Стромы его растут сперва в виде тонких (диаметром 1—2 мм), волосовидных образований, группирующихся в кустики, иногда довольно помногу. Примерно до высоты 7 см они растут не ветвясь. Затем они последовательно 5—6 раз дихотомически ветвятся, причем ветвь каждого последующего порядка тоньше и короче предшествующей. Таким образом возникают «деревца» высотой до 11 см. Каждая из конечных веточек слегка утолщается и содержит по одному перитецию с плотной углистой стенкой.

Род *порония* отличается от других родов семейства тем, что у его представителей спорониевая часть стромы дисковидно разрастается. Наиболее распространенный в северном полушарии вид этого рода — *порония точечная* (*Pogonia punctata*) — встречается в старом конском навозе, из которого высвываются только фертильные диски гриба. Сперва на них развиваются светло-серые конидии, позже — перитеции.

ПОРЯДОК ФИЛЛАХОРОВЫЕ (PHYLLACHORALES)

Грибы этого порядка, относящиеся к одному семейству *филлахоровые* (*Phyllachoraceae*), — преимущественно паразиты на листьях и стеблях, образующие стромы, в которые погружены тонкостенные перитеции. Сумки обычно булабовидные, с узким апикальным кольцом, неамилоидные. Аскоспоры бесцветные, от одноклеточных до многоклеточных, часто ассиметричные, иногда с придатками. При прорастании их нередко образуются апрессории.

Род *филлахора* (*Phyllachora*) насчитывает около 100 видов, паразитирующих преимущественно на разных видах злаков, реже на осоке и ожке. Из них широко известна *филлахора злаковая*

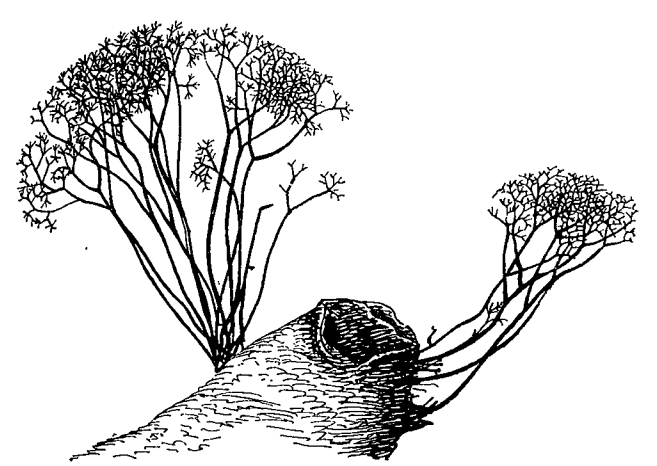


Рис. 92. Тамномицес (*Thamnomycetes*). Внешний вид стромы.

(*Phyllachora graminis*), обитающая на видах *Agropyron*, *Agrostis*, *Brachypodium* и *Bromus*. Гриб образует на листьях мелкие, слегка блестящие роговые пятна (рис. 93). Обычно все листья пораженного растения бывают покрыты пятнами, являющимися стромами разной величины и формы. Последние состоят из многочисленных, очень тонких гиф, идущих между клетками листовой паренхимы. Сосудистые пучки при этом остаются нетронутыми. Гифы заполняют изнутри и клетки эпидермиса, образуя прочный покровный слой. На листьях вишни, черешни и сливы можно наблюдать ярко-красные мясистые пятна, видимые с обеих сторон листа. Иногда эти пятна мелкие, иногда занимают половину листа или целый лист. Это стромы гриба *полистигма* (*Polystigma*). Летом в них развиваются пикниды с изогнутыми конидиями, осенью и весной, уже на опавших листьях, — перитеции. Аскоспоры бесцветные, эллипсоидальные. Попадая на молодые листья, они прорастают, вызывая новые поражения.

Наиболее распространен вид *полистигма красная* (*P. rubrum*) — возбудитель «ожога» листьев

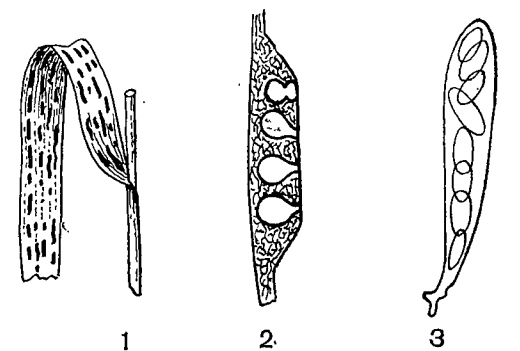


Рис. 93. Филлахора злаковая (*Phyllachora graminis*): 1 — пораженное растение; 2 — разрез стромы с перитециями; 3 — сумка.

черешни, сливы, вишни. Мицелий, разрастаясь в ткани листа, гипертрофирует ее: мезофилл сильно разрастается и не содержит хлорофилла. Между его клетками и через них проходят красные ветвистые гифы, которые придают красный цвет пятну. Летом на нижней стороне пораженной части листа бывают заметны многочисленные точечные отверстия, ведущие в грушевидные полости, — пикниды, по стенкам которых отчлениаются многочисленные изогнутые конидии. Они выходят на поверхность в виде беловатой капельки. В июле-августе в строме закладываются спиральные аскогоны, лишенные трихогины. Антеридии отсутствуют. Копуляция осуществляется приблизительно в декабре на отмерших листьях. При этом между двумя сестринскими клетками аскогона, т. е. между многоядерной (мужской) и, одноядерной (женской) клетками, возникает пора, через которую одно из мужских ядер переходит в женскую клетку и образует с ее ядром дикарион. Дальнейшее развитие аскогенных гиф и перитеция идет нормальным путем. Строма при этом бурее. Весной перитеции уже зрелые, и из них начинают выбрасываться эллипсоидальные бесцветные аскоспоры. Попадая на молодой лист, спора прорастает, и уже через шесть недель на этом месте возникает пятно с пикнидами.

Конидии, развивающиеся в пикнидах полистигмы красной, прорастают с большим трудом. Предполагают, что они являются спермациями, утратившими в настоящее время свою функцию и не способными оплодотворить аскогон.

В случае массового развития гриб может причинять растениям существенный вред. Некоторую пользу для предупреждения заболевания может оказать сбор и сжигание опавших пораженных листьев.

ПОРЯДОК ДИАТРИПОВЫЕ (DIATRYPALES)

Этот небольшой порядок содержит около 125 видов, входящих в одно семейство — *диатриповые* (Diatrypaceae). Его представители в большинстве своем — сапротрофы на ветвях древесных и кустарниковых пород, реже — паразиты (в конидиальной стадии).

Перитеции диатриповых грибов расположены в более или менее развитой строме, которая может быть диатрипоидной (от названия рода *Diatrypa*) или вальсоидной (от названия рода *Valsa*) типа: первая образована одним мицелием гриба; вторая включает в себя также элементы измененного субстрата (коры, древесины); шейки перитециев при этом в диатрипоидной строме, как правило, не сжаты, а в вальсоидной — обращены к центру и часто образуют общее выводное отверстие. Кроме того, в диатрипоидной строме различают еще верхнюю и нижнюю части — *эктострому* и *эндострому*. Первая развивается между ко-

ровой паренхимой и перидермой растения-хозяина и часто несет на себе конидиальное спороношение. Посредством ее разрывается перидерма. После разрушения или отпадения эктостромы разрастается закладывающаяся под ней эндострома, в которой и развиваются перитеции.

Формирование сумок и парафиз близко к *Xylaria*-типу (см. порядок *Xylariales*). Сумки булабовидные, на длинных ножках, 8- или многоспоровые, с небольшим апикальным кольцом, окрашивающимся иодом в синий цвет. Парафизы быстро ослизняются. Аскоспоры различного строения, но часто бывают аллантоидные (в виде колбасы с перетяжками), бесцветные или окрашенные.

Конидиальные стадии представлены в основном гифомицетами.

Наиболее многочисленный род — *диатрипе* (*Diatrypa*), в составе которого 50 видов. *D. disciformis* паразитирует на ветвях бука, впоследствии развиваясь уже сапротрофно в отмерших тканях. Строма гриба плоская, диаметром около 2 мм. Возникающая сначала эктостромы несет на себе конидиальное спороношение (анаморфа — *Libertella disciformis*). Постепенно эктостромы расплывается и отмирает, и в то же время развивается эндострома, в которой и закладываются перитеции (их до 50). Верхний слой эндостром превращается в жесткую корку, окружающую отверстия перитециев (рис. 94).

Очень часто у строматических грибов развитие стромы наблюдается только при благоприятных условиях. В случае внезапного наступления засухи развитие может остановиться на какой-либо из начальных стадий, так что наблюдатель может

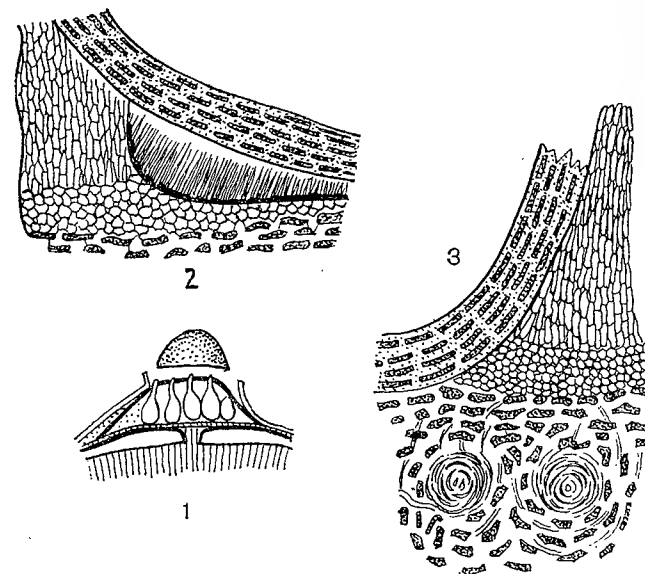


Рис. 94. Диатрипе (*Diatrypa*):

1 — схематический разрез через экто- и эндострому; 2 — разрез части эктостромы с конидиальным спороношением у ее основания; 3 — разрез развивающейся эндостромы.

обнаружить только стерильную склероциальную клетчатку под перидермой, иногда с остатками конидиального спороношения. При этом различие между эктостромой и эндостромой практически стирается.

ПОРЯДОК ДИАПОРТОВЫЕ (DIAPORTHALES)

Плодовые тела грибов из порядка диапортовых формируются, как и у большинства сферических, на растительных остатках (отмерших листьях, ветвях, коре деревьев и кустарников и т. д.). Эти грибы, в отличие от представителей других порядков пиреномицетов, образуют перитеции, погруженные либо в ткань питающего растения, либо в специальное образование — строму. Наружу выходит только носик (шейка) перитеция, служащий для вывода зрелых аскоспор. Перитеции имеют плотную кожистую консистенцию и окрашены в темно-бурый или черный цвет. Шейка перитеция выстлана короткими гифами — *перифизами*. Сумки образуют на дне перитеция гимениальный слой, однако парафизы отсутствуют.

Характерной особенностью порядка являются сумки с непостоянной, временной и растворяющейся при созревании ножкой, в результате чего в зрелых перитециях они свободно расположены в слизи. Вершина сумки утолщена и снабжена в центре узким каналом, через который выходят наружу аскоспоры. Сумки булабовидные или цилиндрические, унитарные. Центр молодого, развивающегося плодового тела заполнен сплетением гиф, но по мере развития сумок это сплетение разрушается, не оставляя даже парафиз и превращаясь в слизь прежде, чем перитеций завершит свое развитие.

Аскоспоры — одноклеточные или двухклеточные, бесцветные, эллипсоидальные или веретеновидные.

Как уже выше упоминалось, перитеции могут быть погружены в *стромы*, которые или образуются за счет одного мицелия, или включают в себя также часть элементов субстрата.

Различают два типа стромы — вальсоидную и диатрипоидную (см. о порядке диатриповых, с. 144). Вальсоидная стромы представляет проросший, пронизанный мицелием гриба, полуразрушенный, иногда мало измененный субстрат (кора или древесина), в котором образуются перитеции. Вальсоидная стромы часто ограничена в субстрате черной каймой.

Диатрипоидная стромы — это мицелиальное образование, состоящее из эктостромы и эндостром. Вальсоидная стромы по очертаниям может быть округлая, конусовидная, подушковидная, содержащая много камер (от 8 до 30 перитециев). Диатрипоидная стромы характеризуется неопределенностью очертаний, распростертой, охватывает

широкие участки субстрата, вызывая его почернение.

Для диапортовых грибов характерно (как и для многих других сумчатых грибов) развитие их плодовых тел (перитециев) сапротрофно, на растительных остатках, тогда как конидиальные (несовершенные) стадии многих диапортовых грибов развиваются на живых растениях, главным образом на листьях и плодах, вызывая серьезные и опасные заболевания плодовых и ягодных растений.

Большинство систематиков разделяет порядок диапортовых на 3 семейства: *гномониевые* (*Gnomoniaceae*), *диапортовые* (*Diaporthaceae*), *вальсо-вые* (*Valsaceae*).

СЕМЕЙСТВО ГНОМОНИЕВЫЕ (GNOMONIACEAE)

Перитеции погружены в субстрат, но имеют выступающие наружу носики, служащие для выхода созревших аскоспор. Сумки характеризуются утолщенной вершиной, через которую проходит канал для вывода спор. Аскоспоры бесцветные, двухклеточные, парафизы отсутствуют.

С хозяйственной точки зрения к наиболее важным видам относятся *гномония красноустычная* (*Gnomonia erythrostoma*) — возбудитель скручивания листьев вишни и черешни, *гномония тонкозаостренная* (*G. leptostyla*) — возбудитель *антракноза* (сухая гниль) грецкого ореха, *гномония венета* (*G. veneta*) — возбудитель бурой пятнистости листьев каштана, *гномония вязовая* (*G. ulmea*) — возбудитель антракноза платана и листовой пятнистости вяза, а также многие другие виды этого рода. Конидии паразитирующей стадии грибов этого семейства образуются либо в ложах, либо в пикнидах, в силу чего их несовершенные стадии относятся соответственно к порядку *меланкониевых* (*Melanconiales*) и *сферопсидных* (*Spheropsidales*) несовершенных грибов.

Гномония красноустычная (*Gnomonia erythrostoma*) вызывает побурение, скручивание и засыхание листьев черешни, реже вишни и сливы, а частично деформацию плодов, главным образом у черешни. В начале лета (в июне — июле) на листьях появляются диффузные красноватые пятна с желтоватым краем, которые со временем увеличиваются в размерах и приобретают коричнево-красную окраску. Листья складываются по срединной жилке нижней стороной внутрь и засыхают. Черешки крючковидно сгибаются вниз, и в таком состоянии листья часто остаются висеть на ветвях до будущей весны (рис. 95). Такое продолжительное изменение листьев на деревьях — характерная особенность этого заболевания. Значительно реже наблюдается поражение плодов, проявляющееся в появлении пятен и деформации, причем деформируется только одна половина плода, тогда как другая развивается нормально. Больные листья с нижней стороны покрываются пикни-

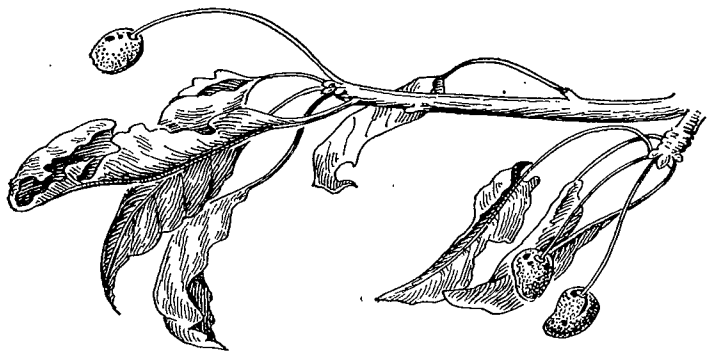


Рис. 95. Ветвь вишни, пораженная грибом гномония красноустычная (*Gnomonia erythrostoma*).

дами (в конидиальной стадии этот гриб называется *септория бледная* (*Septoria pallens*), с нитевидными, бесцветными, искривленными конидиями. На тех же самых листьях почти одновременно с созревaniem пикнид в тканях листа образуются плодовые тела сумчатой стадии — перитеции. Процесс их образования длится в течение всей зимы. Перитеции располагаются в паренхиматозной ткани и открываются на нижнюю сторону листа своими устьицами. Аскоспоры созревают весной и распыляются в то время, когда раскрываются молодые листья, которые непосредственно подвергаются заражению. Это заболевание распространено во всех странах Европы.

Гномония тонкозаостренная (*Gnomonia leptostyla*) вызывает антракноз различных видов грецкого ореха. Заболевание поражает отдельно стоящие деревья сильнее, чем растущие на

плантациях. Поражение проявляется на плодах, листьях, молодых ветвях (рис. 96, табл. 11). На листьях симптомы проявляются на обеих сторонах листовой пластинки в виде округлых или неправильной формы пятен коричневого цвета с желтоватым краем. Пятна вначале мелкие, разбросанные по всей поверхности листа, но со временем сливающиеся и укрупняющиеся — диаметром до 2 см. В случае первичной инфекции они группируются на вершине листа, по его краям и вдоль срединной листовой жилки. Пораженные листья преждевременно опадают. На плодах заболевание проявляется в виде черновато-коричневых пятен, неравномерно расположенных на их поверхности. Гриб проникает в экзокарп, но иногда достигает эндокарпа, что приводит к отмиранию семени. В большей степени поражаются молодые плоды. На молодых ветвях поражение проявляется в виде четких, удлиненных, обычно изолированных пятен коричневого цвета. Со временем они приобретают вид раковых открытых образований. Пораженные ветви засыхают. Особенно сильно болезнь развивается в теплую и влажную погоду (обычно в мае). На нижней стороне пораженных листьев формируются плоские или слегка выпуклые конидиальные спороношения гриба (ложа) в виде мелких точек пепельно-серого цвета и видимые невооруженным глазом. Это развивается несовершенная стадия патогена — *марсонина ореховая* (*Marssonina juglandis*). Через разрывы кутикулы листа наружу выходят многочисленные изогнутые и заостренные на концах двухклеточные конидии гриба. В конце зимы на мертвых, опавших листьях и плодах формируются перитеции с выходящими на поверхность

пораженной ткани устьицами. В перитедиях образуются бесцветные, веретеновидные, разделенные поперечной перегородкой пополам аскоспоры. Весной (в начале мая) аскоспоры высвобождаются из перитеция, заражают молодые листья, возобновляя таким образом заболевание в новом вегетационном периоде.

Возбудитель болезни распространен во всех странах Европы и в Северной Америке. При поражении плодов зараженный участок резко отстает в росте, высыхает и растрескивается. Больные плоды преждевременно опадают.

Гномония дубовая (*Gnomonia quercina*) с конидиальной стадией *глеоспорий дубовый* (*Gloeosporium quercinum*) — вызывает бурую пятнистость листьев дуба. На пораженных листьях появляются бурые или буровато-зеленые пятна неправильной формы. Они часто сливаются, захватывая значительную часть площади листа. На некоторых появляются бурые или желтые крапинки — конидиальные ложа гриба, которые вначале располагаются под прикрытием эпидермиса, но затем по мере накопления конидий разрывают его и выходят наружу. Конидии овальной или иногда булабовидной формы. На тех же пораженных участках весной появляются перитеции с двухклеточными аскоспорами, причем одна из клеток значительно крупнее другой.

Гриб может паразитировать также на ветвях и желудях, но основной вред его проявляется в преждевременном опадении листьев, что ведет к ослаблению деревьев и отставанию их в росте.

При поражении желудей гриб вызывает антракноз (сухую гниль) желудей. На поверхности пораженных семядолей появляются бурые или серовато-бурые пятна с четко ограниченными краями, на месте которых со временем образуются небольшие ямки. Полностью пораженные семядоли чернеют. Широко распространенный антракноз поражает желуди главным образом во время хранения. Больные семена в значительной степени теряют всхожесть и служат источником инфекции, которая передается на листья дубов.

Родственный предыдущему грибу — *Gnomonia veneta* — причина бурой пятнистости листьев платана. Заболевание вызывает конидиальная стадия этого патогена *глеоспорий жилковый* (*Gloeosporium nervisequum*). На жилках пораженных листьев располагаются некротические пятна. На больных деревьях происходит преждевременное опадение листьев, а при развитии на молодых веточках возбудитель вызывает образование неглубоких язвочек.

На листьях липы часто встречается грибок *глеоспорий липовый* (*G. tiliae*) — это конидиальная стадия гриба *гномонии липовой* (*Gnomonia tiliae*). Заболевание проявляется в виде светло-бурых, округлых или неправильных по форме пятен на листьях, листовых черешках и молодых побегах. Пятна окружены темной каймой. Ложа с однокле-

точными, бесцветными и заостренными на концах конидиями образуются на верхней стороне листа. Перитеции формируются на опавших листьях и содержат двухклеточные, с неравными клетками аскоспоры.

СЕМЕЙСТВО ДИАПОРТОВЫЕ (DIAPORTHACEAE)

Перитеции погружены в строму диатрипоидного типа. Характерные черты семейства полностью совпадают с характеристикой порядка. Большая часть видов этого семейства входит в состав рода *диапорте* (*Diaporthe*). Для видов этого рода обнаружена прямая взаимосвязь несовершенной стадии с сумчатой. Конидиальная стадия диапорте относится к роду *фомопсис* (*Phomopsis*), виды которого вызывают многие серьезные заболевания различных растений. Экономическое значение имеют *диапорте вредный* (*Diaporthe perniciosa*) — возбудитель рака плодовых деревьев и бурой гнили плодов, *диапорте неясный* (*D. ambigua*) — возбудитель рака ветвей груши, *D. vexans*, вызывающий гниль плодов баклажана, и многие другие паразитические виды. В семейство диапортовых входят также другие роды, например *гломерелла* (*Glomerella*) и *эндотия* (*Endothia*), среди которых много фитопатогенных видов: *гломерелла опоясанная* (*Glomerella cingulata*) — возбудитель горькой гнили плодов яблони и груши, *G. lindemuthiana* — возбудитель антракноза бобов, *эндотия паразитическая* (*Endothia parasitica*) — возбудитель рака коры каштана.

Гриб *диапорте вредный* (*Diaporthe perniciosa*) вызывает рак плодовых деревьев (рис. 97). На по-

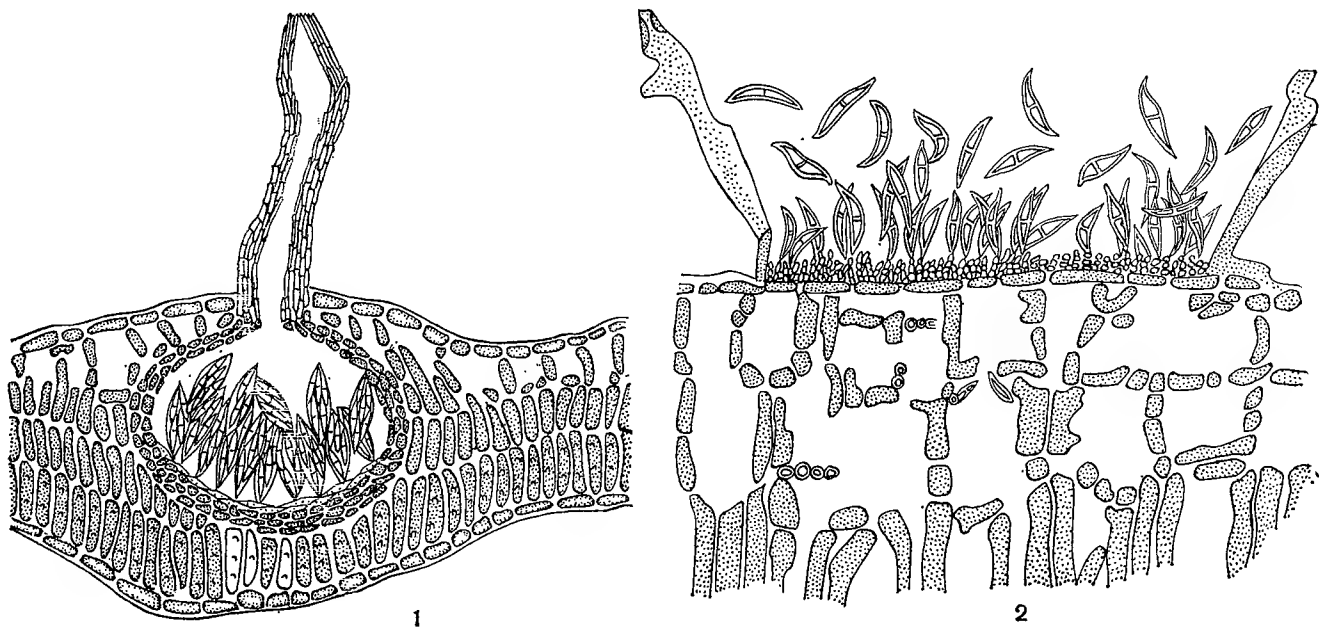


Рис. 96. Разрез ложа гриба гномонии тонкозаостренной (*Gnomonia leptostyla*): 1 — сумчатое спороношение; 2 — конидиальное спороношение.

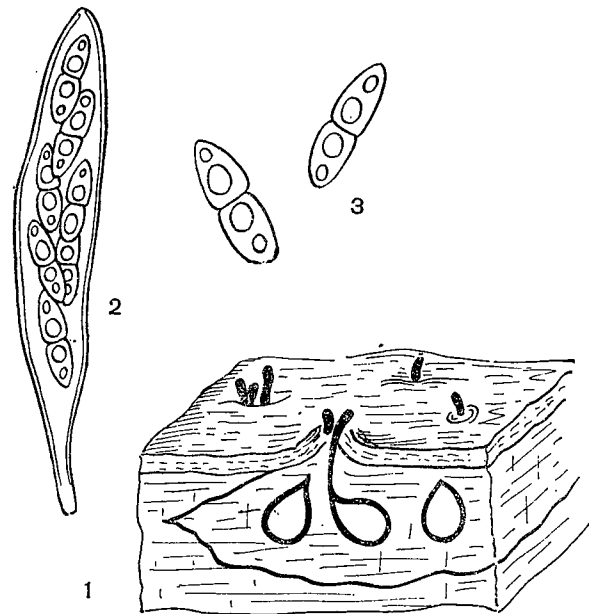


Рис. 97. Диапорте вредный (*Diaporthe perniciosa*): 1 — разрез диатрипоидной стромы; 2 — сумка; 3 — аскоспоры.

раженных яблонях и грушах кора на ветвях местами западает, чернеет и покрывается трещинами. Когда болезнь охватывает всю ветвь, это приводит ее к отмиранию. Небольшие и местные раны не столь опасны. Вид *D. perniciosae* разделяется на ряд форм, приуроченных к определенным видам плодовых деревьев. Например, подобные симптомы на косточковых плодовых вызывает сливовая форма этого гриба. При развитии на ветвях он захватывает кору, флоэму, камбий и через окрашенную ксилему достигает древесины. В результате поражения у взрослых деревьев погибают отдельные ветви, в то время как молодые деревца гибнут полностью.

Причиной заболевания является конидиальная стадия этого гриба — *фомопсис яблоневого* (*Phomopsis mali*).

Другой гриб — *диапорте неясный* (*Diaporthe ambigua*) — поражает ветви груши. На больных ветвях засыхают и отмирают целые полосы коры. На пораженных частях деревьев появляются конидиальные споронии гриба, относящегося к виду *фомопсис неясный* (*Phomopsis ambigua*). Эта стадия паразита представлена многочисленными пикнидами, в которых, кроме обычных веретеновидных пикноспор, образуются длинные нитевидные споры. В течение зимы на некрозах формируются плодовые тела совершенной стадии — перитеции, погруженные в строму, из которой наружу выходит относительно длинный носик. Аскоспоры двухклеточные, веретеновидные.

Отмеченный выше патоген — сливовая форма *диапорте* — может также поражать плоды семечковых плодовых деревьев — яблони и груши. Паразит вызывает появление темно-коричневых пятен с более светлым краем, вначале в области вершины плода, которые затем распространяются по всей поверхности его. Впоследствии на пораженных местах появляются пикниды гриба. Пораженные плоды в конце концов мумифицируются. Рак плодовых деревьев и гниль плодов, вызываемые *диапорте* вредным, широко распространены во всех странах Европы и Америки, вызывая ощутимые потери урожая.

Большой ущерб лесному хозяйству причиняет *фомопсис дубовый* (*Ph. quercella*) — конидиальная стадия гриба из рода *диапорте*. Этот патоген вызывает белую гниль желудей. Заражение происходит в лесу, а интенсивное развитие заболевания отмечается при неумелом хранении желудей, особенно при высокой температуре. Первые симптомы заболевания проявляются на поверхности семядолей в виде серых, затем темнеющих, несколько выпуклых пятен. Со временем пятна увеличиваются в размерах и семядоли покрываются беловато-желтой пленкой мицелия. Экзокарп темнеет, отвердевает, становясь ломким и хрупким. Под ним развиваются многочисленные и довольно крупные (диаметром до 1,5 мм) пикниды гриба, которые, разрастаясь, образуют бугристые

коротки. Кожица пораженного желудя растрескивается. В пикнидах образуются конидии двух типов — цилиндрические с закругленными концами или нитчатые, крючковидно загнутые. Масса конидий выходит из пикнид в виде слизистых жгутов оранжевого цвета через трещины в кожице желудя. Это заболевание довольно широко распространено и приносит большой вред лесному хозяйству.

Фомопсис (*Ph. vexans*, сумчатая стадия — *Diaporthe vexans*) — возбудитель гнили плодов баклажана. Поражение плода чаще всего начинается у его основания и сначала имеет вид сухих черных пятен, переходящих позднее в мокрую гниль, охватывающую весь плод. Заболевание развивается также на молодых всходах, вызывая их полегание. Взрослые растения обычно поражаются на уровне грунта. Стебель в этом месте чернеет, засыхает или подвергается мокрой гнили, которая может охватить стебель кольцом. Выше некроза появляются похожие на раковые углубленные раны.

Горькая гниль плодов яблони — заболевание, известное в Европе издавна. Впервые оно было описано в первой половине XIX в. Кроме того, оно широко распространено в умеренной и теплой зоне США. Болезнь поражает плоды, реже ветви и очень редко листья. Начинается заболевание еще на дереве и особенно сильно развивается при хранении. Ущерб от него достигает около 20%.

В месте инфекции на яблоке появляется небольшое округлое пятно с четко ограниченными краями, со временем оно увеличивается. Цвет его вначале светло-коричневый, позднее темно-коричневый. Пораженная ткань под кожицей плода буреет, размягчается и приобретает горький вкус. Гниль распространяется конусом к центру плода. При повышенной влажности заболевание быстро развивается, пятна увеличиваются (диаметром 2—4 см), а иногда охватывают половину плода. На поверхности пораженных плодов, под кутикулой, образуются споронии стромы с ложками гриба *глеоспорий плодовой* (*Gloeosporium fructigenum*).

Пораженная ткань ссыхается, уплотняется, и пораженные плоды мумифицируются в том случае, если поражение и развитие заболевания протекает на плодах, находящихся на дереве. При хранении на пораженные места вторгаются вторичные сапротрофные микроорганизмы, вызывающие мокрую гниль.

Возбудитель может также поражать ветви, главным образом молодые (1—2-летнего возраста). В месте поражения появляются овальные некрозы с вдавленной и черноватой корой, покрытой трещинами. В исключительных случаях могут быть поражены листья.

Плодовые тела совершенной стадии — *гломерелла опоясанная* (*Glomerella cingulata*) — в

природе находят редко, чаще на яблоках, но иногда на раковых образованиях на ветвях. Мицелий гриба зимует на мумифицированных плодах или раковых наростах. Длительно сохраняет жизнеспособность (до двух лет) и служит источником инфекции.

К семейству *диапортовых* относится также очень важный паразитирующий на каштане гриб *эндотия паразитическая* (*Endothia parasitica*), вызывающий рак коры. Заболевание поражает все надземные органы, кроме листьев. На ветвях болезнь вначале проявляется в виде тусклых розовых пятен, которые со временем разрастаются и углубляются в кору. Мицелий гриба распространяется в камбии и вызывает в пораженном месте гипертрофию тканей, проявляющуюся в виде раковых образований. Все пораженные части дерева некротизируются и засыхают. При некрозах вначале образуются стромы, содержащие пикниды с пикноспорами, выходящими из них в виде слизистого шнура. Позднее развиваются перитеции. На зараженных грибом деревьях отмирает кора, которая становится красновато-бурой и выделяется на фоне светлой окраски здоровой коры. Через некоторое время отмершая кора растрескивается и отпадает лоскутами, оставляя обнаженную древесину. Листья на больных ветвях засыхают, но остаются висеть на дереве в течение всей зимы, сохраняя зеленую окраску.

СЕМЕЙСТВО ВАЛЬСОВЫЕ (VALSACEAE)

Характерный признак семейства — наличие вальсоидной стромы, в которую погружены перитеции, часто образующиеся компактной группой. Строма закладывается внутри субстрата; несколько выступая наружу, она разрывает прикрывающий ее слой перидермы. Стромы разнообразны по форме и образованы из мицелия с участием элементов питающего субстрата. Перитеции снабжены длинными носиками, приподнимающимися над стромой. От субстрата стромы отделены окрашенной в черный цвет каймой. Сначала на стромах развиваются конидиальные споронии (рис. 98), а позднее — перитеции. Несовершенная стадия представлена пикнидами с пикноспорами, относящимися к роду *цитоспора* (*Cytospora*). Семейство представлено родом *вальса* (*Valsa*), насчитывающим около 400 видов.

Преимущественно эти грибы-сапротрофы, но некоторые вызывают ряд серьезных заболеваний растений.

Наиболее вредоносное действие оказывает *вальса светлоустыичная* (*V. leucostoma*), вызывающая усыхание ветвей абрикоса, вишни, черешни, сливы и персика, широко распространенная в Европе, Северной Америке и Азии (Япония). Больные деревья можно узнать по чахлым, желтеющим листьям, которые преждевременно опадают. Концы зараженных ветвей засыхают. На по-

раженных ветвях появляются овальные серовато-желтые пятна, которые полностью или частично охватывают побег. Мицелий гриба развивается в коре и древесине. Пикниды конидиальной стадии (*C. leucostoma*) образуются в мощно развитой строме в полостях неправильной формы, открывающихся наружу единым отверстием. Перитеции также погружены (по 2—3) в строму и их длинные носики пронизывают строму.

Важным вредителем косточковых (слива, морель, абрикосы) считается *вальса сливовая* (*V. prunastri*) с конидиальной стадией *цитоспора красноватая* (*C. rubescens*).

На винограде развивается *вальса виноградная* (*V. vitis*), конидиальной формой которой является *цитоспора виноградная* (*C. vitis*). Паразит вызывает точечный ожог на листьях и побегах. Характер поражения на листьях не подвергается изменениям, тогда как на побегах пятна удлиняются, приобретают овальную форму, местами сливаются между собой. Если мицелий проникает в цветочные почки, то убивает их. Перитеции образуются на растительных остатках.

На тополях и ивах широко распространено заболевание, вызываемое грибом *вальса грязная* (*V. sordida*), его конидиальная стадия — *цитоспора золотистоспоровая* (*C. chrysosperma*). Особенно большой вред заболевание, называемое раком тополя, причиняет на загущенных посадках с восприимчивыми и малоустойчивыми видами. Распространению заболевания способствует повреждение деревьев морозом, градом, а также их механическое повреждение.

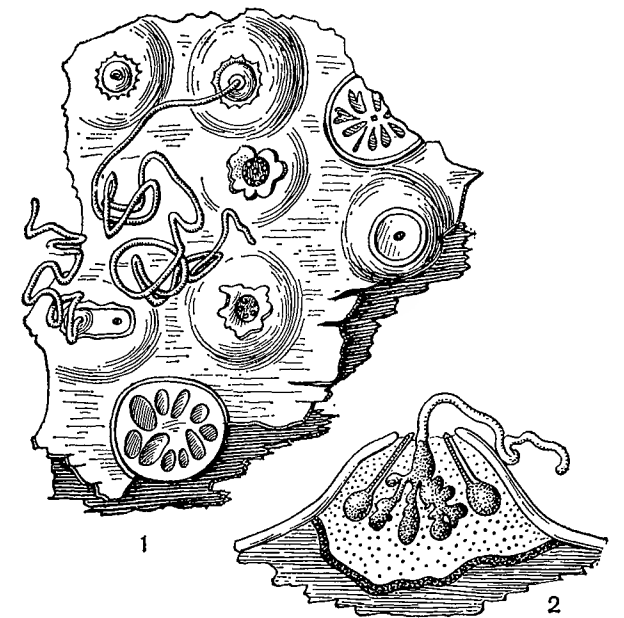


Рис. 98. Вальсоидная строма гриба вальса белоснежная (*Valsa nivea*) с конидиальными спорониями: 1 — вид сверху; 2 — вид сбоку (в разрезе).

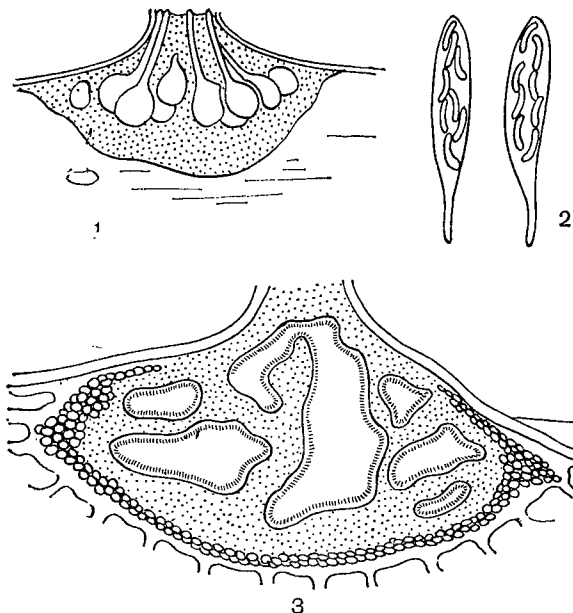


Рис. 99. Вальса грязная (*Valsa sordida*): 1 — разрез стромы с перитециями; 2 — сумки; 3 — конидиальное спороношение.

Пикниды образуются в серовато-оливковых строме, и пикноспоры выходят оттуда в виде золотисто-оранжевых слизистых жгутов. Перитеции располагаются в строме концентрическим кольцом в один ряд (их от 4 до 10). Перитеции имеют шаровидную форму, встречаются они довольно редко (рис. 99).

* * *

Таким образом, относительно небольшой порядок по сравнению с другими группами грибов включает большое количество опасных паразитических видов, отдельные из которых причиняют огромный вред сельскому хозяйству.

Некоторые микологи присоединяют к порядку диапортовых близкородственное семейство *галосфериевые* (*Halosphaeriaceae*), представители которого живут в воде морей на органических субстратах (древесина и растительные остатки). Эти грибы называют также «морскими пиреномицетами».

ПОРЯДОК ГИПОКРЕЙНЫЕ (HYPOCREALES)

Гипокрейнные — большой порядок пиреномицетов, объединяющий более 100 родов, представители которых очень разнообразны по морфологии и в экологическом отношении. Для гипокрейнных характерны мягкие или мясистые перитеции, светлые или ярко окрашенные. Они образуются на мицелии на поверхности или внутри

субстрата, на мицелиальном сплетении (субкулюме) или на строме такого же характера, как и перитеции.

Перитеции гипокрейнных имеют хорошо развитый перидий и остиолу, выстланную перифизами. Настоящие парафизы отсутствуют, но развиваются апикальные парафизы — стерильные гифы, врастающие в полость молодого перитеция сверху, с ее «потолка». Сумки цилиндрические или булабовидные, отходят от дна и боковых стенок перитеция, врастая между апикальными парафизами. В зрелых перитециях апикальные парафизы часто полностью разрушаются.

Аскоспоры разнообразной формы и размера, гиалиновые или темнокрашенные, одноклеточные, с одной или несколькими перегородками, иногда муральные или нитевидные. В последнем случае, в отличие от спорыньевых, они никогда не распадаются на фрагменты.

Свободные перитеции образуются на поверхности субстрата одиночно или группами или погружены в него.

У многих гипокрейнных перитеции развиваются в субкулюме или в строме. Субкулюм представляет поверхностное мицелиальное сплетение на субстрате. Его образование наблюдается у представителей семейства *гипомицетовых* (*Нуромусетасеае*), обычно паразитирующих на грибах. Стромы гипокрейнных по характеру расположения в них перитециев могут быть двух типов. У одних представителей этого порядка образуются базальные стромы с поверхностными перитециями, погруженными в строму только основаниями. Базальные стромы часто мелкие, не более 1 см, подушковидные или полушаровидные. Стромы такой формы встречаются у некоторых представителей рода *нектрия* (*Nectria*). У других гипокрейнных базальные стромы более крупные, иногда стоячие и даже ветвящиеся.

Второй тип стром — компактные стромы с погруженными в них перитециями. Их форма также разнообразна. Стромы этого типа могут быть распростертыми или подушковидными, например у грибов рода *гипокрея* (*Нуростеа*, рис. 100), цилиндрическими, булабовидными, головчатыми, как у грибов рода *подострома* (*Podostroma*). Иногда они достигают довольно крупных размеров, как у грибов рода *микоцитрус* (*Mycocitrus*, рис. 100).

Обычно стромы гипокрейнных имеют светлую (белую или желтоватую) либо яркую окраску, обычно желтую, оранжевую, красную, реже синюю или фиолетовую. Темные стромы и перитеции встречаются в этом порядке редко. Они могут быть темно-зелеными, синевато-черными, коричневыми, черными.

В цикле развития гипокрейнных часто присутствует конидиальная стадия, нередко играющая важную роль в распространении того или иного вида, а иногда почти полностью замещающая сумчатую стадию. Чаще всего конидии гипокрейнных

являются фиалоспорами, образующимися на одиночных или собранных в спородохии конидиеносцах, а иногда в пикнидах. У некоторых представителей этого порядка образуются алевриоспоры и бластоспоры.

Часто в цикле развития грибов из этого порядка образуются по одному или разным типам две конидиальные стадии. Например, у видов из родов *гипберелла* (*Gibberella*), *нектрия*, *микронектриелла* (*Micronectriella*) и других, имеющих конидиальные стадии *фузариум* (*Fusarium*), образуются макро- и микроконидии (фиалоспоры). У *апиокреи золотистоспоровой* (*Апиоскреа chrysosperma*) и некоторых других гипомицетовых образуются фиалоспоры и алевриоспоры.

Гипокрейнные обитают как паразиты на растениях, грибах и насекомых, а также как сапротрофы в почве, на древесине, различных растительных субстратах. Сапротрофы из этого порядка чаще всего встречаются на древесине (грибы из родов гипокрея, подокрея, коралломиец и многих других), а также в почве (например, неокосмоспора). Некоторые представители этого порядка — копротрофы, например *селиния* (*Selinia*). Известны гипокрейнные, обитающие в морях на погруженной в воду древесине, например грибы из рода *галонектрия* (*Halonectria*). Некоторые гипокрейнные паразитируют на насекомых.

Многие гипокрейнные паразитируют на миксомицетах, например *нектриопсис* (*Nectriopsis*), на грибах — многочисленные представители родов *пекиелла* (*Peckiella*), *апиокрея*, *гипомицес* и другие, на лишайниках.

Гипокрейнные паразитируют на представителях различных групп растений. Так, на морских водорослях развиваются грибы из рода *трайлия* (*Trailia*), на мхах — *цианоцефалум* (*Cyanoscephalum*) и *нектриопсис*, на папоротниках — *цианодерма*. Однако большинство фитопатогенных гипокрейнных обитает на цветковых растениях. Таковы грибы из рода нектрия (вызывают серьезные болезни деревьев), представители рода *гипберелла* (часто паразитируют на злаках) и др.

Гипокрейнные можно найти во всех зонах земного шара, многие из них широко распространены в умеренной зоне. Однако наиболее разнообразно они представлены в тропиках.

СЕМЕЙСТВО НЕКТРИЕВЫЕ (NECTRIACEAE)

Семейство нектриевых характеризуется поверхностными перитециями, образующимися на субстрате или на строме. Стромы обычно небольшого размера, подушковидные. Конидиальные стадии типа *туберкулярия* (*Tubercularia*), *цилиндрикарпон* (*Cylindrocarpum*), *фузариум* (*Fusarium*) и др.

Центральный род этого семейства — *нектрия* (*Nectria*). Для грибов этого рода характерно наличие двухклетных аскоспор, иногда с пере-

тяжкой, в зрелости не распадающихся на отдельные клетки. Перитеции у нектрии образуются поодиночке или группами на субстрате или на маленьких подушковидных строме.

Самый обычный вид этого рода — *нектрия киноварно-красная* (*Nectria cinnabarina*), встречающаяся повсеместно на отмерших ветвях кустарников и деревьев, преимущественно лиственных. В нашей стране этот гриб часто находят в северных и центральных районах европейской части СССР на Дальнем Востоке. Обычно он обитает как сапротроф на опавших или отмерших ветвях, однако может развиваться и как раневой паразит.

Мицелий гриба развивается под корой ветвей, проникая и в древесину. Весной на нем в массе образуется конидиальное спороношение — *туберкулярия обыкновенная* (*Tubercularia vulgaris*, табл. 12).

Конидиальные стромы имеют вид оранжево-розовых подушечек диаметром 0,5—2 мм, на которых располагается слой простых или слабо ветвящихся конидиеносцев с конидиями. Стромы закладываются на мицелии под корой как маленькие беловатые или розовые подушечки, увеличивающиеся в размерах и прорывающие кору.

Конидиальное спороношение у нектрии киноварно-красной более обильно, чем сумчатое. Во время периода вегетации гриб размножается конидиями, разносимыми каплями дождя или ветром. Конидии гриба очень эффективно рас-

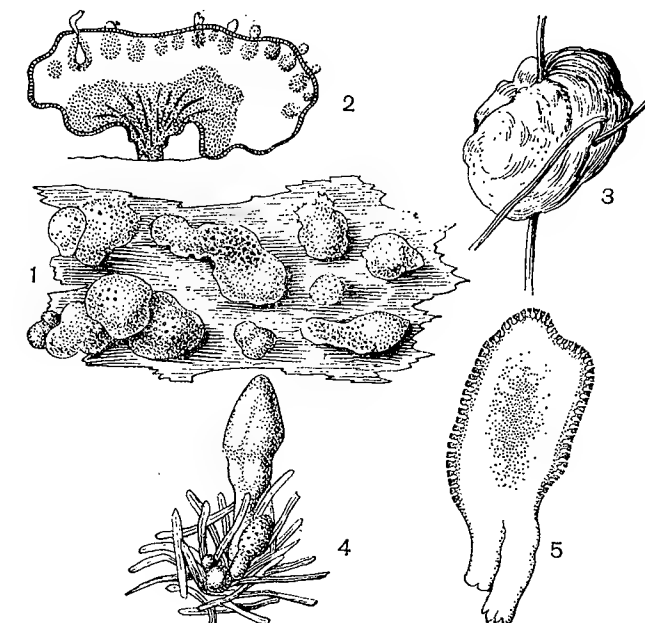
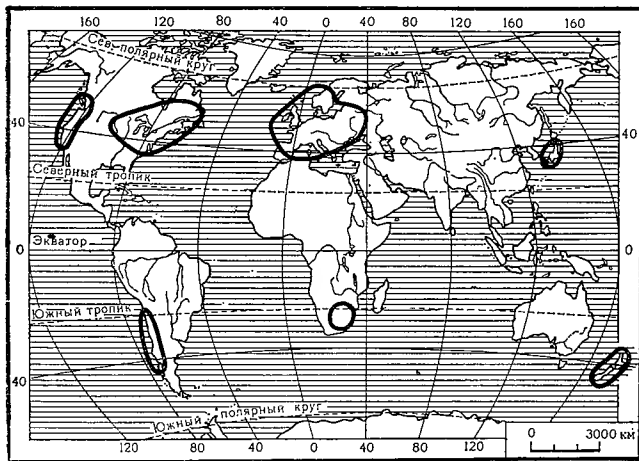


Рис. 100. Гипокрейнные. Гипокрея рыжая (*Нуростеа rufa*): 1 — общий вид стром; 2 — разрез стромы. Микоцитрус оранжевый (*Mycocitrus aurantius*): 3 — общий вид стромы. Подострома (*Podostroma*): 4 — общий вид стромы; 5 — разрез стромы.



Карта 4. Ареал нектрии галлообразующей.

пространяются каплями дождя. Например, крупная дождевая капля (диаметром около 5 мм), падая с высоты на ветку с конидиальными стромами гриба, разбрызгивается на несколько тысяч мельчайших капелек, каждая из которых содержит конидии гриба (П. Х. Грегори). В районах с мягкой зимой образование конидий может происходить весь год.

Позднее в конце лета или осенью, на тех же стромах или рядом с ними развиваются темно-красные перитеции гриба. Они закладываются обычно по краям конидиальной стромы, у ее основания и образуют большие группы (до 30 перитециев). С развитием перитециев вид строма меняется — они приобретают темно-красную окраску и зернистый вид (табл. 12). Выбрасывание аскоспор обычно происходит весной.

Нектрия киноварно-красная способна поражать деревья, вызывая в отдельных случаях у старых деревьев гибель отдельных ветвей, а у молодых сеянцев — гибель всего деревца. Заражение этим грибом происходит через раны различного происхождения. В пораженной части кроны гибнут сначала листья, а затем больные побеги. На их разрезе можно видеть древесину, пораженную белой гнилью. Как и на отмерших ветвях, на больных деревьях развиваются конидиальная и сумчатая стадии гриба. Кора под стромами гриба слегка западает, так как на этих участках прекращается прирост ветвей в толщину. Молодые деревца обычно заражаются нектрией киноварно-красной через корни. Это происходит в тех случаях, когда корень дерева встречается в почве с находящимися в ней остатками пораженных деревьев, из которых мицелий гриба проникает в корни. Из корней он распространяется по сосудам в ствол, в результате чего происходит внезапное увядание дерева.

Поражению деревьев нектрией киноварно-красной способствуют неблагоприятные для развития

деревя условия (загрязнение воздуха, недостаток воды), механические повреждения стволов и ветвей, морозобоины. Паразит приносит ущерб в основном в городских насаждениях и лесопитомниках.

Род нектрия объединяет несколько важных паразитов деревьев. Наибольшее значение имеет нектрия галлообразующая (*Nectria galligena*), распространенная преимущественно в Европе и Северной Америке (карта 4) и вызывающая так называемый европейский или обыкновенный рак яблони. Заболевание возникает в районах с сильным увлажнением. У нас в стране оно встречается в Белоруссии и Прибалтике. Европейский рак может поражать, кроме яблони, грушу, вишню и черешню, а также некоторые лесные деревья (бук, дуб, клен и др.). Заболевание представляет собой некроз коры, сопровождающийся образованием наплывов и глубоких ран. Гриб поражает стволы деревьев и ветви, иногда также плоды.

Заражение деревьев вызывают конидии и аскоспоры гриба. Оно происходит, как и у нектрии киноварно-красной, через раны — морозобоины, ожоги ствола и ветвей, механические повреждения при обрезке яблонь. Гриб внедряется в растения только через свежие раны, при заражении которых его споры часто активно засасываются в в сосуды дерева. Через 2 месяца после обрезки в растении возникают барьеры, препятствующие инфекции — раневая пробка, древесина, тиллозы. Установлено, что нектрия галлообразующая может заражать деревья также через рубцы опавших листьев и пятна, образуемые паршой (*Venturia inaequalis*).

Мицелий гриба проникает в кору и сосуды древесины. В результате заражения на стволе и ветвях дерева развиваются характерные раны. Часть коры отмирает и западает, а затем начинает крошиться. В результате этого образуется открытая рана. Ткань, развивающаяся по ее краям, также отмирает и опадает, а рана расширяется. Вокруг нее образуются наплывы, располагающиеся ярусами. Такое расположение их обусловлено последовательными периодами мицелиальной активности паразита. Это открытая форма рака, развивающаяся обычно на стволах. На более тонких ветвях иногда наблюдается закрытый рак — рана затягивается наплывами и от нее остается лишь небольшая щель. На ветвях часто образуются веретеновидные утолщения, позднее изъязвляющиеся. Листья в частях кроны над ранами обычно более мелкие и бледные. Развитие гриба приводит к разрушению тканей коры и древесины и нарушению работы проводящей системы дерева. Это вызывает снижение его продуктивности и ускоряет гибель. В наплывах содержится много воды и это снижает морозостойкость деревьев.

На мертвой коре и поверхности ран развивается конидиальное спороношение гриба — цилиндри-

карпон яблоневый (*Cylindrocarpum mali*). Конидии образуются на мицелии или небольших стромах кремово-белого цвета. Они двух типов: крупные, слегка изогнутые макроконидии с 2—5 перегородками и одноклеточные мелкие микроконидии. Конидии разносятся главным образом каплями дождя. Развитие конидиального спороношения происходит преимущественно в периоды с высокой влажностью воздуха (весной и осенью, в дождливые периоды летом).

Перитеции паразита образуются на пораженной коре и по краям ран. В отличие от нектрии киноварно-красной нектрия галлообразующая не образует строма, и ее шаровидные темно-красные перитеции располагаются одиночно или группами непосредственно на субстрате. Сумки содержат по 8 двухклетных эллиптических аскоспор. Толстая оболочка аскоспор позволяет им переносить неблагоприятные условия и зимовать в трещинах коры. Выбрасывание аскоспор происходит ритмически, преимущественно днем и наиболее активно через несколько часов после дождя или после ночных туманов. Все 8 спор из сумки выбрасываются одним залпом на расстояние до 4—6 см.

Период выбрасывания аскоспор более продолжителен, чем период образования конидий. Созревание и выбрасывание аскоспор может происходить в течение всего года, за исключением периодов с температурой ниже 0 °C. Гриб зимует в пораженной коре и древесине в виде мицелия, перитециев и аскоспор. Развитию паразита благоприятствует мягкий климат — продолжительное теплое лето и мягкая зима с достаточным количеством осадков.

В тропиках (Африка, Юго-Восточная Азия, Южная Америка) на шоколадном дереве и других растениях встречается нектрия Юнкера (*Nectria junquerei*), образующая на прорывающихся сквозь кору дерева корковидных стромах грозди (длинной 30 мм) бледно-оранжевых или красных перитециев.

Несколько видов из рода нектрия имеют конидиальные стадии фузариум (с. 395). Описание видов этого формального рода дейтеромицетов приводится в разделе, посвященном этому классу (с. 395). В настоящем разделе приведены описания только тех видов фузариум, которые образуют сумчатые стадии, а следовательно, должны рассматриваться среди аскомицетов.

Нектрия гематокоска (*N. haematocossa*) с конидиальной стадией фузариум картофельный (*Fusarium solani*) образует скученные поверхностные перитеции бледно-оранжевого, охряного или коричневого цвета на рыхлой белой строге или субстрате. Этот гриб широко распространен в почвах различных районов земного шара, часто вызывает корневые гнили и поражение стеблей различных растений. Он вызывает заболевания гороха, фасоли и других бобовых, пасленовых,

тыквенных, а также сухую гниль картофеля при хранении. Инфекция передается через почву, за исключением случаев рака деревьев, вызываемого этим грибом, когда наблюдается раневое заражение. Нектрия гематокоска часто поражает растения в комплексе с другими фитопатогенными грибами и фитонематодами. В этих случаях развитие болезни может иметь характер эпифитотии.

В естественных условиях перитеции образуются только во влажных тропиках, в умеренной зоне гриб распространен в конидиальной стадии.

Некоторые виды из рода нектрия обитают как паразиты на грибах и миксомицетах. Нектрия эписферия (*N. episphaeria*), например, развивается на поверхности перитециев и строма различных аскомицетов. Стромы хозяина покрываются мицелием паразита, на котором развиваются сначала конидиальная стадия — фузариум водопроводный (*F. aqueductum*). Затем на них появляются светло-красные или карминные перитеции паразита.

Нектрия фиолетовая (*N. violacea*) и нектрия беловатая (*N. candidans*) широко распространены в Европе и Северной Америке на различных миксомицетах, особенно на фузиги септика (*F. septica*) на болотах, где этот миксомицет часто встречается на сфагнуме. Нектрия фиолетовая покрывает поверхность спорангиев хозяина белым мицелием, окраска которого переходит в фиолетовую вокруг перитециев. Перитеции фиолетовые, грушевидные. Конидиальная стадия (акремоний) — слизистые ложные головки фиалоспор на одиночных фиалидах. Нектрия беловатая отличается более широким кругом хозяев, а также беловатыми перитециями.

В роде нектрия известно несколько видов, паразитирующих на насекомых, обычно на червецах (например, *N. aurantiicola*, *N. flammea*). Мицелий у этих грибов развивается на теле хозяина или его щитках. На нем образуются конидиальные стромы, прикрытые сначала сплетением гифенных тяжелей. При созревании конидий гифенное сплетение прорывается и они выступают наружу в виде белой или оранжевой слизистой массы, распространяемой обычно дождем. В сухую погоду спородохии грибов приобретают роговидную консистенцию. Перитеции образуются группами на мицелии или небольших стромах, шаровидные, красные или оранжевые, обычно с более темной остиолой и толстым перидием.

Род гибберелла (*Gibberella*) объединяет 13 видов. Эти грибы обитают как сапротрофы или паразиты на различных растениях. Для гиббереллы характерны мягкие кожистые перитеции черного или черно-коричневого цвета. Если их рассматривать под микроскопом в лактофеноле, они имеют синюю окраску. Перитеции грибов рода гибберелла образуются непосредственно на субстрате или стромах темно-синего цвета.

Гибберелла Фуджикуро (*G. fujikuroi*) — широко распространенный вид, встречающийся во

влажных теплых районах умеренной зоны, тропиках и субтропиках. Его можно обнаружить в окультуренных и неокультуренных почвах и на растениях из большого числа семейств, у которых он поражает корни, стебли и семена.

Этот вид более распространен в конидиальной стадии — *фузариум монилиформный* (*Fusarium moniliforme*), с очень обильными микроконидиями в цепочках, образующими порошоквидный налет, и небольшим количеством макроконидий изогнутой веретеновидной формы с 3—7 перегородками. Как макроконидии, так и микроконидии фузариумов образуются по типу фиалоспор. Перитеции гриба образуются только на отмерших частях растений. Они поверхностные, шаровидные или конические, темно-синие. Гибберелла Фуджикуро — гетероталличный вид.

Особенно часто этот гриб вызывает заболевание злаков — риса, сахарного тростника, кукурузы, сорго. Он вызывает одну из наиболее серьезных болезней риса — «баканэ», или «болезнь дурных побегов», распространенную в Японии, Индии и других странах Азии.

У больных растений риса вытягиваются междоузлия, листья становятся более узкими и длинными, а при сильном поражении растения становятся хлоротичными и гибнут. Такие симптомы вызывают ростовые вещества — г и б е р е л л и н ы, образующиеся в пораженном грибом растении. Подобные симптомы гриб вызывает и на других растениях, например сахарном тростнике и кукурузе.

Инфекция передается преимущественно через почву или с семенами. Гриб зимует или переносит период засухи в почве либо на растительных остатках, иногда в виде перитециев. Его массовое развитие наблюдается при повышенных температурах (30—35 °C).

Предположение об образовании гиббереллой Фуджикуро стимуляторов роста как причине ненормального роста побегов пораженных растений было высказано еще в начале нашего века, но лишь в 1939 г. Т. Я б у т а и Т. Х а я ш и выделили активное вещество, названное ими гиббереллином. Позднее было установлено, что гиббереллин представляет собой смесь сходных веществ, и выделены ее компоненты. В промышленном масштабе гиббереллины получали путем биосинтеза их в культуре гиббереллы Фуджикуро. Они обнаружены также у многих высших растений, например в семенах конских бобов.

Гиббереллины стимулируют рост растений, увеличивают в них содержание целлюлозы и растворимых углеводов. Ценное свойство этой группы соединений — стимуляция ими цветения растений длинного дня на севере, а также двулетних растений, часто цветущих под действием гиббереллинов первый год. Они стимулируют также проращивание зерен ячменя при приготвлении солода и увеличивают образование в них амилазы.

Другой вид этого рода — *гибберелла кукурузная* (*Gibberella zeae*) распространена как паразит на злаках по всему земному шару. В умеренной зоне она развивается на пшенице, ячмене, ржи, овсе, в тропиках и субтропиках — на рисе, и кукурузе, а иногда и на растениях из других семейств. Этот гриб поражает всходы, корни, стебли и соцветия взрослых растений. Во влажных районах возделывания пшеницы вызывает ее серьезное заболевание, приводящее к снижению урожая, ухудшению качества зерна. Пораженное зерно содержит токсин и при употреблении его в пищу вызывает отравление (так называемый «пьяный хлеб»). Возбудитель токсикоза был определен русскими микологами М. С. В о р о н и н ы м и Н. В. С о р о к и н ы м.

Первые признаки заболевания появляются к моменту вызревания зерна. На колосьях и солоmine образуется розовый налет конидиального спороношения гриба *фузариума злакового* (*Fusarium gramineum*). Пораженные колосья имеют более светлую окраску, чем нормальные, и выглядят как бы выцветшими. Конидии заражают растения в любой период, даже после уборки урожая и в хранении.

В конце вегетации и после уборки в снопах на пораженной соломе, обычно на нижних узлах развиваются группами черно-синие перитеции гриба. Внешне они выглядят как шероховатый черноватый налет.

Заражение растений происходит из почвы или за счет семенной инфекции. Мицелий гриба проникает в зерно, распространяясь в его покровах, а при сильном поражении — в эндосперме и зародыше. Такое зерно обычно имеет розовую окраску, щуплое и легковесное. Вторичное заражение в период вегетации при влажных условиях вызывается конидиями, распространяемыми часто каплями дождя. Особенно сильно фузариоз злаков, вызываемый гиббереллой кукурузной, развивается при высокой влажности воздуха. Поэтому обильные росы и туманы в период вегетации злаков создают благоприятные условия для развития болезни.

Гибберелла кукурузная часто вызывает также красную гниль кукурузы. Гриб может поражать ее всходы, корни, стебли и початки. При поражении початков и стеблей потери урожая составляют до 5%, а при посеве зараженными семенами — до 60%, так как они дают изреженные и ослабленные всходы. В пораженном зерне содержится токсин.

На кофейном дереве в ряде стран тропической Западной Африки (Конго, Гвинея и др.) распространена *гибберелла ксилариевидная* (*Gibberella xylarioides*) с конидиальной стадией *фузариум ксилариевидный* (*Fusarium xylarioides*). Заболевание, вызываемое этим грибом (т р а х е о м и к о з, или к а р б у н к у л я р и о з), впервые отмечено в 1948 г., а в последующие годы оно было

уже зафиксировано на многих африканских плантациях кофе. Сейчас это одна из наиболее серьезных болезней кофе в Африке. Предполагают, что этот гриб является эндемичным сапротрофом в лесных и культурных почвах тропической Африки и заражает деревья через раны. Он распространяется конидиями и аскоспорами через почву. Кроме того, его споры могут разноситься ветром, каплями дождя, человеком на сельскохозяйственных орудиях. Скорость распространения инфекции на пораженных плантациях — до 50 км за два года.

После заражения растения и короткого инкубационного периода гриб внедряется в проводящие ткани и вызывает быструю гибель дерева.

Небольшой род *микронектриелла* (*Micronectriella*) отличается от остальных представителей семейства нектриевых темноокрашенными перитециями, погруженными в ткани растения-хозяина. Он также имеет конидиальные стадии типа фузариум.

Микронектриелла снежная (*Micronectriella nivalis*), с конидиальной стадией *фузариум снежный* (*Fusarium nivale*), вызывает заболевание злаков, получившее название «снежной плесени» (табл. 46).

Этот гриб живет в почве сапротрофно и при благоприятных условиях вызывает заражение озимых. Конидии заражают растения с осени, а если снег выпадает на незамерзшую почву, паразит развивается и под снегом. Его рост наблюдается в широких температурных границах — от 2 до 32 °C. Развитие заболевания происходит уже при 0—5 °C, а при 15—20 °C оно замедляется. Поэтому болезнь развивается ранней весной, сразу после таяния снега. На листьях озимых появляется рыхлый мицелий паразита, гибнут участки посевов, образуя характерные плеси («выпревание» озимых). Конидиальное спороношение гриба развивается у основания стеблей и на остатках погибших растений в течение всего периода вегетации. Перитеции его также образуются в нижней части стебля, на влажной поверхности листа под эпидермисом и выглядят как многочисленные мелкие черные точки.

Развитие снежной плесени зависит от погоды. Ему благоприятствуют долгая холодная и влажная весна, глубокий снег, выпавший на незамерзшую почву. При медленном таянии снега болезнь нарастает, происходит выпревание растений. Если снег сходит быстро, ее развитие прекращается, особенно в солнечную погоду. Болезнь распространена преимущественно в северных районах возделывания озимых.

В отличие от большинства упоминавшихся выше видов, обычно широко распространенных в умеренной зоне, *калонектрия жестковатая* (*Calonectria rigidiuscula*) встречается преимущественно в тропиках. Этот гриб развивается как сапротроф, но, поселяясь на ветвях различ-

ных деревьев, вызывает их отмирание. Он часто встречается на какао, особенно в Африке. Он развивается также как раневой паразит на ослабленных деревьях, часто после их заражения видами фитотторы, повреждения насекомыми, засухи.

СЕМЕЙСТВО ГИПОМИЦЕТОВЫЕ (HYROMYCETACEAE)

К семейству гипомицетовых относят гипокрейные грибы с грушевидными перитециями, образующимися на мицелии, в строме или в субиклюме — войлочном сплетении гиф. Аскоспоры у представителей этого семейства характерной веретеновидной формы, одноклеточные или двухклеточные, с заостренными придатками на концах. Оболочка сумок в верхней части утолщена в виде колпачка с порой в центре.

В отличие от нектриевых, обитающих на разнообразных субстратах, гипомицетовые — экологически четко ограниченная группа. Почти все представители этого семейства развиваются на плодовых телах других грибов, преимущественно базидиомицетов (с. с. 225, 257) из агариковых и афиллофоровых. Реже гипомицетовые встречаются на аскомицетах. Среди них известны паразиты с разной степенью специализации — от биотрофных, питающихся только содержимым живых клеток хозяина, до некротрофных, образующих антибиотики или ферменты, убивающие и разрушающие клетки хозяина и питающиеся их содержимым уже как сапротрофы. Представители последней группы могут развиваться сапротрофно на поверхности почвы, древесине, погибших плодовых телах трутовиков.

В цикле развития большинства гипомицетовых присутствуют конидиальные спороношения. Для представителей этого семейства часто характерен плеоморфизм (образование в цикле развития, кроме сумчатой, более одной конидиальной стадии). Споры разных конидиальных стадий одного вида часто развиваются по разным типам. Особенно часто встречаются у гипомицетовых фиалоспоры, а также алевриоспоры и бластоспоры.

Как у большинства паразитических аскомицетов, на живом хозяине развивается обычно только конидиальная стадия, а перитеции образуются в сапротрофных условиях на отмерших плодовых телах.

Наиболее крупный род семейства — *гипомицес* (*Hyromyces*): в нем более 20 видов. Его представители имеют двухклеточные аскоспоры с хорошо выраженными придатками на концах. К этому роду относятся преимущественно широкоспециализированные некротрофные паразиты, образующие на плодовых телах хозяев обильный мицелий с конидиальными спороношениями и вызывающие быструю их гибель. Некоторые из них развиваются также на уже отмерших плодовых

телах грибов. Таковы *гипомицес оранжевый* (H. aurantius), *гипомицес розеточный* (H. rosellus) и *гипомицес душистый* (H. odoratus). Однако к этому же роду относятся и немногие биотрофные паразиты на грибах, например, *гипомицес лактифлуорум* (H. lactifluorum).

Наиболее распространенные виды рода — *гипомицес оранжевый* и *гипомицес розеточный*. *Гипомицес оранжевый* встречается на старых плодовых телах трутовиков, реже других гименомицетов, уже с ранней весны. Он образует на них быстро растущий мицелий с обильными белыми конидиями. Конидиальная стадия — *кладоботриум разнообразный* (Cladobotryum varium). На поверхности пораженного плодового тела хозяина, обычно с нижней его стороны, развиваются кожистые оранжевые стромы неправильных очертаний, на которых образуются перитеции. Если *гипомицес оранжевый* развивается на живых плодовых телах грибов, он быстро обрастает их и вызывает гибель. Так поражает он, например, культивируемый *шампиньон* (Agaricus bisporus).

Гипомицес розеточный часто встречается на плодовых телах различных гименомицетов. С них он часто переходит на опавшие листья, кору, древесину, мох. На плодовых телах грибов-хозяев развивается мицелий паразита с обильным конидиальным спороношением — *кладоботриум древовидный* (C. dendroides). Во время развития конидий рыхлые дерновинки гриба часто окрашены в розово-красные или желтоватые тона.

В подмосковных лесах этот гриб и близкий к нему вид *гипомицес душистый* нередко развиваются на плодовых телах, особенно на остатках срезанных ножек *опенка осеннего* (Armillariella mellea). Во влажную погоду он быстро распространяется на все новые группы плодовых тел этого гриба, вызывая их массовое поражение. Мицелий паразита с ножке пораженных грибов распространяется на древесину пней, образуя на ней желтоватый налет. Гриб зимует, вероятно, в древесине таких пней в виде перитециев или псевдосклероциев, так как из года в год его можно встретить на одних и тех же местах. Хотя он и вызывает гибель большого числа плодовых тел *опенка*, но не влияет, вероятно, на его ризоморфы и не подавляет заметно развития этого опасного паразита деревьев (с. 225).

Ярко-красные перитеции *гипомицеса розеточного* образуются на отмерших плодовых телах или древесине на красных стромах.

К роду *гипомицес* относится биотрофный паразит *гипомицес лактифлуорум*, встречающийся на плодовых телах некоторых *сыроежек* (Russula) и *млечников* (Lactarius). Заражение плодовых тел этим грибом происходит обычно на ранних стадиях их развития, еще в почве. На поверхности пластинок гриба-хозяина развивается ярко-оранжевый мицелий паразита, быстро покрывающий шляпку и ножку. Рост плодовых тел после

этого продолжается, но они сильно деформируются. Такие плодовые тела сохраняются обычно значительно дольше, чем здоровые, до осени. Они устойчивы к заражению микроорганизмами и насекомыми. Предполагают, что это связано с присутствием в их поверхностных тканях пигмента паразита — скирина, токсичного для насекомых и бактерий.

У грибов рода *апиокрея* (Aporia) аскоспоры состоят из двух клеток неравной величины, с хорошо заметными придатками. Один из самых распространенных видов этого рода — *апиокрея золотистоспоровая* (Aporia chrysosperma) — часто встречается на плодовых телах грибов из семейств *болетовых* (Boletaceae) и *свинуховых* (Rahilaceae). Его легко можно найти с июля по октябрь на моховике зеленом, свинушке тонкой, значительно реже на белом грибе, подосиновике и подберезовике. Белые грибы сильнее поражены этим паразитом в более южных районах, на границе с лесостепью (Б. П. Васильков).

Мицелий паразита пронизывает ткани плодового тела хозяина и заполняет его трубочки («глухие грибы»). На мицелии развиваются сначала фиалоспоры типа *вертицилл* (Verticillium), а затем золотисто-желтые алевриоспоры *сепедониум* (Seredonium). Последние заполняют все плодовое тело и освобождаются после его разрушения.

Апиокрея золотистоспоровая встречается преимущественно в конидиальной стадии. Перитеции гриба образуются на разрушенных плодовых телах хозяина, и их находят редко.

Виды из рода *пекиелла* (Peckia) имеют одноклеточные аскоспоры с хорошо выраженными придатками на концах. Представители этого рода большей частью узкоспециализированные биотрофные паразиты, развивающиеся на одном или нескольких близких видах агариковых. Они встречаются обычно на грибах из семейства *сыроежковых* (Russulaceae). Мицелий паразита пронизывает все плодовое тело хозяина и образует распростертые стромы на его пластинках, которые обычно недоразвиваются. На стромах развиваются обильные перитеции. По данным Э. Буллера, их количество на одном плодовом теле достигает 20 000, примерно 9 перитециев на 1 мм². Каждый перитеций содержит около 400 сумок, таким образом, на одном плодовом теле хозяина образуется до 64·10⁶ аскоспор.

Один из наиболее распространенных у нас видов этого рода — *пекиелла желто-зеленеющая* (Peckia luteovirens). Она развивается на некоторых сыроежках, образуя на их пластинках желто-зеленые стромы, покрывающие всю нижнюю часть шляпок. Такие пластинки недоразвиваются и имеют вид низких ребер, а иногда вообще незаметны. В стромах образуются коричнево-зеленые перитеции, погруженные в нее большей своей частью (табл. 12).

У рыжика такую же редукцию пластинок вызывает *пекиелла кирпично-красная* (P. lateritia). Пораженные ею рыжики носят название «каменных» или «глухих».

Представители семейства *гипомицетовых* приносят некоторый ущерб, повреждая плодовые тела съедобных грибов, в том числе таких ценных, как белый гриб и рыжик. Однако приносимый ими вред значительно меньше, чем причиняемый личинками насекомых, особенно различных мух и грибных комариков. Два вида — *гипомицес оранжевый* и *гипомицес розеточный* — вредят культуре шампиньона.

СЕМЕЙСТВО ГИПОКРЕЙНЫЕ (HYPOCREACEAE)

Семейство *гипокрейнных* объединяет грибы с перитециями, полностью погруженными в хорошо развитые стромы различного строения. Большинство его представителей обитает сапротрофно на древесине и растительных остатках, некоторые из них — копрофилы (развиваются на навозе).

Грибы рода *гипокрея* (Hypocrea) образуют цилиндрические сумки с восемью двухклеточными аскоспорами, распадающимися в зрелости на отдельные клетки. Стромы у них обычно распростертые, подушковидные или полушаровидные, мясистой или восковатой консистенции, светлоокрашенные (беловатые, светло-желтые, зеленоватые). Перитеции располагаются в один ряд по периферии стромы. Конидиальные стадии у многих представителей этого рода относятся к формальному роду дейтеромицетов *триходерма* (Trichoderma). У некоторых видов они значительно преобладают в цикле развития над сумчатой, которая развивается лишь спорадически.

Виды *гипокрея* развиваются обычно как сапротрофы на древесине, растительных остатках, мхах, старых плодовых телах трутовиков.

Один из наиболее распространенных в сумчатой стадии представителей этого рода — *гипокрея подушковидная* (Hypocrea pulvinata), образующая светло-желтые или зеленоватые подушковидные стромы на плодовых телах некоторых трутовиков (табл. 12), особенно часто на *березовой губке* (Piptoporus betulinus) и *окаймленном трутовике* (Fomitopsis pinicola). Этот гриб можно обнаружить в наших лесах с весны (апрель — май) до поздней осени как на опавших и гниющих, так и на живых плодовых телах трутовиков. По-видимому, этот гриб может развиваться и как паразит.

Аскоспоры *гипокреи* подушковидной часто образуют белые нити, выходящие из остиол перитециев. В культуре на питательных средах у этого гриба обнаружена конидиальная стадия типа акремониум.

Гипокрея рыжая (Hypocrea rufa) представляет сумчатую стадию широко распространенного в почве, на древесине, растительных остатках и различных целлюлозосодержащих материалах

гриба *триходерма зеленая* (Trichoderma viride). Ее красноватые, позднее красно-коричневые стромы развиваются на древесине, коре, реже на сухой траве. Они имеют подушковидную форму и часто сливаются группами. В благоприятных условиях они поднимаются над субстратом и иногда дифференцируются на короткую стерильную ножку и подушковидную часть, в которую погружены перитеции (рис. 100). В природе триходерма зеленая встречается преимущественно в конидиальной стадии (см. раздел о дейтеромицетах, с. 367). Триходерма зеленая — активный продуцент целлюлазы и используется для ее промышленного получения.

Еще более дифференцированные стромы образуют представители рода *подострома* (Podostroma). Они имеют цилиндрическую, булавовидную или головчатую форму. Булабовидные стромы распространены во всей северной умеренной зоне *подостромы кожано-желтой* (P. alutacea) достигают высоты до 3 см и разделены на стерильную ножку и булабовидно расширенную часть, несущую перитеции (рис. 100).

Распространенный в Бразилии эпифит на бамбуке *микоцитрус оранжевый* (Mycocitrus aurantius) образует массивные оранжевые стромы, по окраске и форме напоминающие апельсин (рис. 100). Их размер достигает 12 см в диаметре. По всей поверхности стромы образуются перитеции. А. Меллер установил, что в каждой строма образуется более 10⁹ аскоспор. В ней развивается несколько поколений перитециев. После выбрасывания аскоспор строма разрастается и образует новый их слой.

ПОРЯДОК СПОРЫНЬЕВЫЕ, ИЛИ КЛАВИЦЕПСОВЫЕ (CLAVICIPITALES)

Спорыньевые образуют перитеции в хорошо развитых стромах, состоящих только из гиф гриба. Стромы обычно мясистые, светло- или яркоокрашенные, у некоторых представителей порядка темные. Их форма разнообразна, от распростертых по субстрату или подушковидных до булабовидных или головчатых, дифференцированных на стерильную ножку и расширенную часть, несущую перитеции. Стромы развиваются на субстрате, обычно на пораженных органах растения-хозяина, как, например, у *эпичлоэ рогозовидной* (Epichloe typhina, табл. 13); из склероциев *спорыньи* (Claviceps), из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина *кордицепса* (Cordyceps). Лишь у немногих представителей этого порядка строма рыхлая и развита слабо, как у *торрубииеллы* (Torubiella), или вообще отсутствует, например у *барии* (Baria).

Перитеции спорыньевых имеют типичное строение, с тонким мягким или мясистым перидием, белые или светлые, реже темноокрашенные. Они

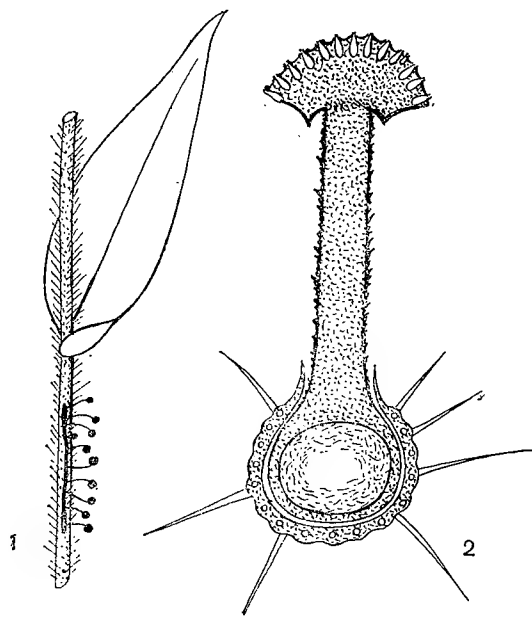


Рис. 101. Балансия (Balansia):
1 — общий вид стром на стебле растения; 2 — разрез стромы.

или погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев в виде конических бугорков, или над стромой поднимается их значительная часть. У некоторых грибов, например у *кордицепса болотного* (*Cordyceps paludosa*), перитеции располагаются на поверхности стромы.

Высота стром у спорыньевых составляет от 1—2 мм до 10—15 см. Наиболее крупные стромы (20—30 см высотой) образует *кордицепс Гунна* (*C. gunnii*).

По окраске и консистенции стром и перитециев спорыньевые сходны с предыдущим порядком — гипокрейными. Ранее эти группы объединяли даже по этим признакам в один порядок. Однако, как было показано работами Ю. Х. Миллера, Э. С. Латтрелла, Г. Догге и других микологов, развитие перитециев у представителей этих порядков происходит по-разному. У спорыньевых оно идет по типу, характерному для порядка сордариевых. На ранних стадиях развития в перитециях присутствуют настоящие парафизы, которые обычно быстро разрушаются.

Спорыньевые отличаются от гипокрейных также строением сумок и аскоспор. Сумки у них обычно очень длинные, цилиндрические, с утолщенной на вершине оболочкой. Аскоспоры всегда нитевидные, обычно с многочисленными поперечными перегородками. Их длина в 50—100 или более раз превышает толщину. У многих представителей порядка после освобождения из сумки аскоспоры распадаются на отдельные клетки, каждая из которых способна прорасти.

К моменту созревания аскоспор у спорыньевых в верхней утолщенной части сумки образуется пора, через которую они выбрасываются наружу. Споры расположены в сумке параллельным пучком и выбрасываются поочередно. Этот процесс хорошо изучен у *кордицепса военного* (*C. militaris*) и эпихлое рогозовидной. Верхушка зрелой сумки выступает из остиолы на 40—60 мкм. Аскоспоры выбрасываются из нее с такой скоростью, что их можно заметить только на расстоянии более 200 мкм от перитеция, когда их движение достаточно замедляется. У *кордицепса военного* аскоспоры из одной сумки выбрасываются с интервалами 1—2 с. После выбрасывания всех восьми аскоспор сумка спадается, а через 0,5—10 мин к отверстию перитеция подрастает новая сумка. Аскоспоры у этого вида отбрасываются на относительно небольшое расстояние, около 0,03 см. У эпихлое рогозовидной выбрасывание аскоспор из одной сумки происходит с меньшими интервалами. Обычно все 8 аскоспор выбрасываются менее чем за 1 с. Иногда споры следуют одна за другой так быстро, что склеиваются в длинную цепочку.

В цикле развития многих спорыньевых большую роль играет конидиальная стадия.

Порядок спорыньевых объединяет 23 рода, составляющих одно семейство *спорыньевых* (Clavicipitaceae). Большинство его представителей — паразиты на цветковых растениях, грибах и членистоногих. Лишь очень немногие спорыньевые обитают как сапротрофы на почве, например *романоа почвенная* (*Romanoa terricola*) или на древесине (*гипокрелла яванская* — *Hypocrella javanica*, *подокрелла порониовидная* — *Podocrella poronoides*).

Грибы 13 родов этого порядка паразитируют на цветковых растениях, причем встречаются исключительно на однодольных из семейства злаков и осоковых. Наиболее распространенные из них — *спорынья пурпурная* (*Claviceps purpurea*), развивающаяся на многочисленных видах злаков, и эпихлое рогозовидная — возбудитель чехловидной болезни многолетних злаков.

Для этой группы спорыньевых характерна строгая органотропная специализация. Большинство из них развивается на строго ограниченных частях растений — побегах с зачатками соцветий (эпихлое), в завязях (спорынья), на стеблях, например у *балансии* (*Balansia*, рис. 101).

Вторую крупную группу видов составляют спорыньевые, паразитирующие на членистоногих (насекомых и пауках). К ней относится большинство грибов крупного рода *кордицепс*, грибы из родов *торрубиелла*, *гипокрелла*, *гельминтаск* и др. Наконец, среди спорыньевых известны грибы, паразитирующие на грибах из различных групп. Представители рода *кордицепс* — *кордицепс офиглоглоссовидный* (*C. ophioglossoides*) и *кордицепс головчатый* (*C. capitata*), — часто встречаются на подземных плодовых телах оленьего

триюфеля, а *кордицепс спорыньевый* (*C. clavicipitis*) обитает на склероциях спорыньи.

У грибов из рода *эпихлое* (*Epichloe*) стромы распростерты, образуются на пораженных органах растений-хозяев, обычно на стеблях, часто окружая их в виде чехла. Сначала стромы белые, затем (с развитием перитециев) они приобретают яркую окраску, обычно оранжевую. Аскоспоры у видов этого рода нитевидные, многоклеточные, но не распадающиеся на клетки. Представители этого рода паразитируют на злаках.

Наиболее распространенный и хорошо известный вид *эпихлое рогозовидная* (*E. typhina*). Гриб встречается на многочисленных видах многолетних злаков, особенно часто на еже сборной, полевице, а также на овсянице, мятликах, вызывая у них так называемую «чехловидную болезнь». Ко времени образования соцветий вокруг листового влагалища верхнего листа образуется белый мицелиальный чехол длиной 2—5 см. На его поверхности появляются мелкие одноклеточные конидии. В июле — августе конидиальная строма утолщается и приобретает оранжевую окраску (табл. 13), в ней развиваются многочисленные перитеции.

Мицелий паразита распространяется в растении диффузно, по межклетникам, а в зоне зачатка соцветия его гифы внедряются в клетки сосудистых пучков. Перитеции развиваются только на побегах, содержащих соцветия.

Период активной жизнедеятельности гриба очень короткий, всего 2—3 месяца. Остальное время он находится в состоянии покоя. Мицелий его зимует в корневищах многолетних злаков. Из них вырастают диффузно пораженные побеги. Из года в год инфекция нарастает.

У тех злаков, которые могут цвести при поражении чехловидной болезнью (например, у овсяницы красной, мятликов, полевицы), гифы гриба распространяются в завязь и из нее формируется зерно, содержащее внутреннюю инфекцию. В этих случаях гриб распространяется с семенами. У других злаков, например ежи сборной, он полностью подавляет цветение и образование семян на пораженных растениях, наблюдается лишь в очень редких случаях. Каким образом происходит заражение злаков, у которых инфекция не передается с семенами, до сих пор неясно. Предполагают, что в этом случае инфекция может проникать через соломинку цветonoса, через пожнивные остатки, в результате чего на следующий год развиваются больные растения. У ежи сборной удается искусственное заражение конидиями или аскоспорами через срезанный конец соломины. Косвенным подтверждением такого пути инфекции служит сильное распространение чехловидной болезни на полевице на пастбищах с интенсивным выпасом скота. Возможно, в переносе инфекции принимает также участие муха *Phorbia phreniosa*, обычно встречающаяся на пораженной

чехловидной болезнью еже сборной и содержащая споры паразита.

У многих злаков при поражении чехловидной болезнью подавлено только цветение, а вегетативный рост продолжается, число образующихся побегов может даже увеличиваться. Поэтому заболевание это не очень вредоносно на пастбищах, однако приносит серьезный ущерб при культуре трав на семена.

Для видов рода *балансия* характерны хорошо развитые головчатые стромы небольших размеров, обычно длиной около 1—3 мм. В молодом возрасте они часто имеют белую или желтоватую окраску, а позднее чернеют. В отличие от предыдущего рода стромы образуются на темноокрашенных строматизированных тканях хозяина — псевдосклероциях. Перитеции погружены в ткань стромы, на поверхность выступают только их остиолы. Представители этого рода паразитируют на стеблях осоковых и злаков (рис. 101).

Грибы рода *клавицепс*, или *спорынья* (*Claviceps*), образуют темные твердые склероции различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями (рис. 102, табл. 13). Род включает около 30 видов, большинство которых паразитирует на злаках, 3 вида из этого рода развиваются на осоковых — осоках, ситовниках, камышах, а один вид описан на ситниковых, однако известен только в конидиальной стадии.

В цикле развития у всех видов спорыньи есть конидиальное спороношение типа *сфацилия* (*Sphacelia*, рис. 102).

Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид рода — спорынья пурпурная. Она паразитирует на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих, особенно часто встречается на ржи, тимopheевке, пырее, костре, поражает также пшеницу, особенно твердую, ячмень, райграс, молинию и другие травы. Этот вид повсеместно распространен в амфибореальной зоне — в Европе (кроме северных районов Скандинавского полуострова и Крайнего Севера европейской части СССР), Азии и Северной Америке. Кроме того, он обнаружен в Северной Африке, некоторых районах Австралии и в Южной Америке (Аргентина, карта 5.)

Цикл развития этого гриба установлен более 100 лет назад Л. Р. Тюлянем. Он связал в общий цикл три следующие друг за другом стадии, которые ранее считали самостоятельными видами грибов: конидиальную стадию сфацилия, склероции и головчатые стромы с перитециями.

На пораженных спорыньей растениях в соцветиях хорошо заметны склероции, имеющие вид рожек черно-фиолетового цвета (рис. 102, табл. 13). Они представляют зимующую стадию гриба. Склероции состоят из сердцевины, покры-

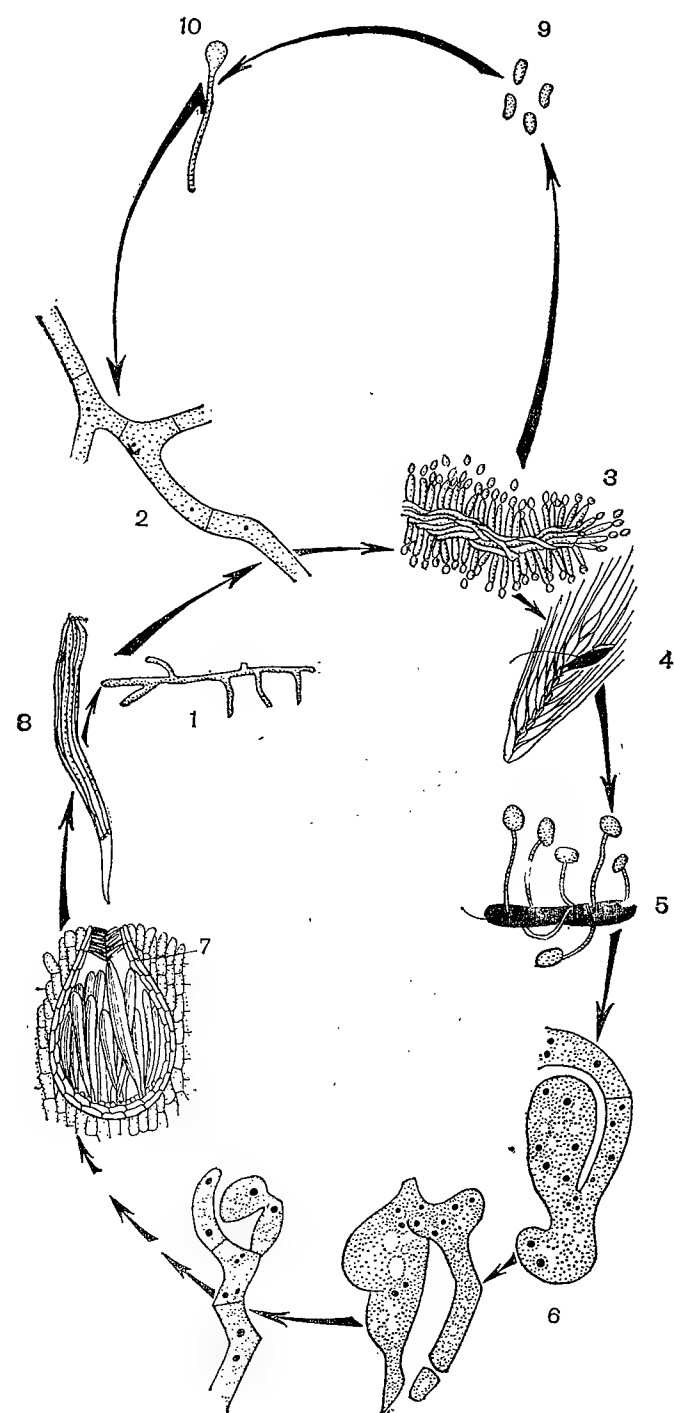


Рис. 102. Цикл развития спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*):
1 — проросшая аскоспора; 2 — мицелий; 3 — конидиальное спороношение — сфацелия; 4 — склероций; 5 — склероций, проросший стромой; 6 — половой процесс; 7 — перитеций с сумками; 8 — сумка с аскоспорами; 9, 10 — конидии.

той корой из меланизированных толстостенных клеток. Покоящиеся склероции содержат около 3—4% сахаров (трегалозы, глюкозы и др.), до 1% многоатомных спиртов и много липидов. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или с дикорастущих злаков, обитающих по краям полей, межам. Здесь накапливается обычно большое количество склероциев, с чем связано более сильное заражение посевов ржи по краям полей.

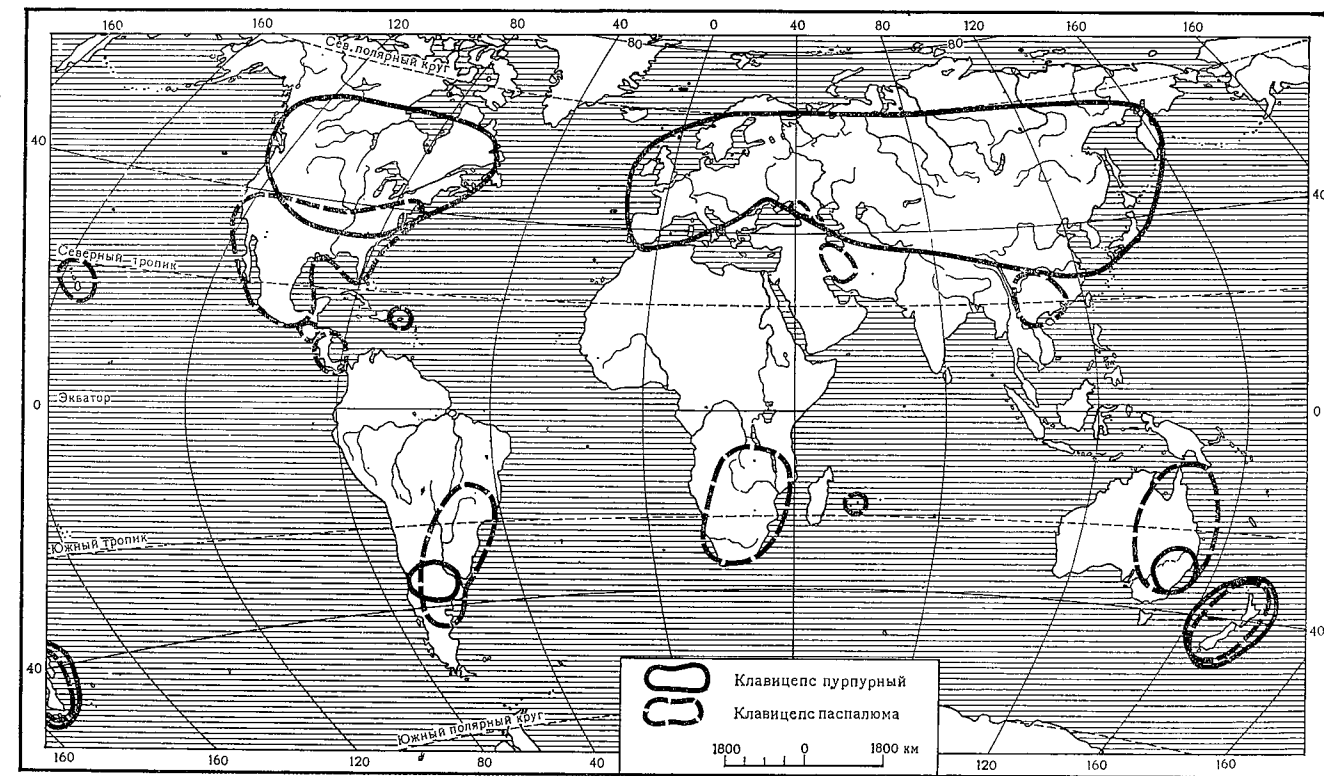
Прорастание склероциев активируется действием низкой температуры (от -3 до $+5^{\circ}\text{C}$) в течение длительного времени. Это связано с биологией гриба, так как в природе прорастанию склероциев предшествует холодный зимний период. В лаборатории для активации прорастания достаточно выдержать склероции на холоде 4—6 недель. Однако прорастания склероциев не происходит, пока сохраняется низкая температура. Они не прорастают также и при временных оттепелях весной. Для того чтобы склероции проросли, оптимальная температура ($10-20^{\circ}\text{C}$) должна держаться достаточно долго. Таким путем достигается строгая согласованность цикла развития паразита с фазами развития растения-хозяина — выбрасывание аскоспор паразита происходит в период массового цветения злаков.

Стромы образуются из клеток сердцевинки. На поверхности прорастающих склероциев появляются маленькие бугорки, а затем небольшие трещинки корового слоя. Зачатки стром прорывают кору склероция и вырастают в виде бугорков. Эти бугорки быстро удлиняются и их концы дифференцируются в шаровидные головки диаметром 1—1,5 мм. По периферии головок стром развиваются перитеции. Из каждого склероция обычно развивается несколько стром (табл. 13, рис. 102), их количество и размеры зависят от размеров склероциев. Стромы обычно красноватого цвета.

Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Наиболее сильное заражение наблюдается поэтому при высокой влажности и холодной, бессолнечной погоде, когда затягивается период цветения злаков, а следовательно, и их восприимчивости к заражению грибом. Поэтому спорынья наиболее распространена в северных и северо-западных районах европейской части СССР.

После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна их пробить, и заражение не происходит. Если цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика или в нектар, прорастают и их ростковые трубки проникают в завязь. Заражение происходит через рыльце или меристематические ткани у основания завязи.

Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гри-



Карта 5. Распространение важнейших спорыньевых грибов.

ба — сфацелия (рис. 102). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, образующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Она имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров. Предполагают, что ее образует растение в результате заражения. Обычно в этот период в завязи накапливается крахмал, но при развитии гриба он не синтезируется. Возможно, паразит образует соединения, ингибирующие биосинтез крахмала в растении, и сохраняет таким способом сахара в доступной для себя форме. Спорынья не образует амилазы и не может гидролизовать крахмал.

«Медвяная роса» играет существенную роль в распространении конидий гриба. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. В период конидиального спороношения спорыньи вокруг зараженных колосьев обычно кружится масса насекомых, переносящих «медвяную росу» с конидиями паразита. Конидии могут распространяться не только насекомыми, но и каплями дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, при стекании капель «медвяной росы» с пораженных колосьев, а после ее высыхания конидии могут переноситься ветром. Возможность такого распространения конидий спорыньи подтверждают наблюдения, показываю-

щие, что на участках поля, не защищенных от ветра, поражение растений спорыньей в 3—4 раза выше, чем на защищенных от ветра участках. Распространение спорыньи происходит в основном за счет вторичной инфекции конидиями.

Время образования склероциев зависит от погоды. Во влажную погоду первые склероции можно обнаружить уже через неделю после появления «медвяной росы», а в сухую — через две недели. Развитие склероциев происходит медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание происходит ко времени созревания зерна. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба. Часто гибнут также завязи и соседних с пораженным цветков.

Склероции спорыньи пурпурной с разных хозяев различаются не только по форме и размерам, но и по способам их распространения. Крупные склероции на ржи обычно распространяются человеком (при уборке урожая, с зерном и т. д.). У этого же гриба на водном злаке глицерии образуются рыхлые склероции, содержащие в тканях много воздуха и распространяющиеся водой. На вейнике склероции срастаются с цветковыми чешуями, образующими летучки, и легко переносятся ветром, а на коротконожке склероции име-

ют крючки, также образованные из цветочных чешуй, и распространяются животными, переносщими их на шерсть.

У спорыньи пурпурной наблюдаются интересные случаи разнохозяйственности, очень редкие у аскомицетов (с. 171) и связанные с разрывом во времени созревания аскоспор паразита и цветения основного хозяина. Так, перитеции спорыньи часто созревают за 1—2 недели до цветения ржи. В этих случаях аскоспоры заражают раннецветущие дикie злаки, к моменту цветения ржи на них уже развиваются конидии, которые и заражают рожь. Интересный случай разнохозяйственности описан К. Штегером у спорыньи, развивающейся на коротконожке. Склероции гриба, образующиеся на этом растении, прорастают весной, когда коротконожка еще не цветет, но цветет бор развесистый, встречающийся обычно в тех же биоценозах. Аскоспоры заражают цветки бора, и в них развивается конидиальная стадия гриба. К моменту ее образования начинается цветение коротконожки, конидии заражают ее завязи и здесь начинают развиваться склероции паразита.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья в незначительной степени снижает их урожай. Вред, причиняемый спорыньей ржи, сейчас практически не имеет значения. Повышение культуры земледелия (тщательная очистка семян, своевременная и высококачественная обработка почвы) резко снизило поражение посевов этим грибом. Сейчас его можно найти в основном по краям полей, где источником инфекции служат дикорастущие злаки. Обычно гриб поражает не более 1% растений, а снижение урожая колеблется в пределах 0,3—5%. Сильнее страдают от спорыньи кормовые злаки, особенно многолетние — тимфеевка, ежа, костер безостый и др. Число склероциев в одном соцветии достигает у них часто 20—70. Очистка семян от склероциев очень трудна, так как они сильно варьируют в размерах. Часто склероции покрыты цветковыми чешуями и внешне неотличимы от семян (например, склероции на мятлике).

Практическое значение спорыньи определяется, однако, в первую очередь не снижением урожая или ухудшением качества семян под действием этого гриба, а токсическим действием алкалоидов, содержащихся в склероциях. Спорынья — один из наиболее давно известных ядовитых (токсических) грибов. Вызываемый алкалоидами спорыньи токсикоз сейчас у людей бывает очень редко, а алкалоиды этого гриба широко используются в медицине. Однако в прошлом этот токсикоз был широко распространен в Европе, а в периоды сильных вспышек уносил большое число жертв, приближаясь по их количеству к таким заболеваниям, как чума и холера.

Клавицепсотоксикоз, или эрготизм, обусловлен способностью алкалоидов спорыньи вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов

и их действием на нервную систему. Он известен в двух формах — гангренозной (так называемый «антонов огонь») и конвульсивной («злые корчи»). В французской рукописи конца X в. так описана вспышка эрготизма: «...ужасные бедствия распространились среди людей, скрытый огонь, съедающий конечности и тело». В этой рукописи описана вспышка эрготизма в Лиможе в 994 г., унесшая 40 000 жертв. Распространение эрготизма в Западной и Центральной Европе было так велико, что в 1095 г. папа Урбан II основал орден св. Антония, в задачи которого входило лечение людей, страдающих эрготизмом. Отсюда произошло и старинное название болезни — «огонь св. Антония» или «антонов огонь».

Долгое время эта болезнь оставалась загадочной. Хотя спорынья была описана впервые в 1582 г. (А. Лоницера), предположение о связи вспышек эрготизма с употреблением в пищу продуктов из зерна, зараженного спорыньей, было высказано почти через 200 лет. Подробное исследование эрготизма и его этиологии было проведено А. Тессье в 1777 г., во время эпидемии эрготизма в Солони. Им были воспроизведены в опытах на животных симптомы токсикоза.

С X по XIX в. вспышки эрготизма систематически повторялись в Западной и Центральной Европе. В России это заболевание впервые упоминается в Троицкой летописи в 1408 г. Вероятно, спорынья появилась в России значительно позднее, чем в Западной Европе, в результате заноса гриба (А. Х. Саркисов).

Последняя крупная вспышка этого токсикоза произошла в 1816 г. в Бургундии. Небольшие вспышки наблюдались в Европе в годы второй мировой войны. Поэтому укрепился взгляд на эрготизм как болезнь прошлого. Однако в 1951 г. в поселке Понт-Сен-Эспри во Франции вспыхнула эпидемия странной болезни. Предполагали, что это неизвестная вирусная инфекция или ртутное отравление. Поражалась в первую очередь нервная система. По данным, опубликованным в 1965 г., болели 300 жителей поселка, а 5 из них погибли. Даже в 1965 г. последствия токсикоза удалось ликвидировать не у всех больных, пораженных им. Этот случай произвел такое впечатление, что о нем была даже написана книга «День огня св. Антония». Наиболее вероятная причина болезни, по мнению многих специалистов, — отравление склероциями спорыньи с повышенным содержанием производных лизергиновой кислоты, обладающих нейротропным действием.

Нередко наблюдается эрготизм у животных. Он вызывается обычно скармливанием сена, пораженного спорыньей, и проявляется как в гангренозной, так и в судорожной форме.

Заболевания животных, сходные с клавицепсотоксикозом или эрготизмом, вызываются также склероциями другого вида спорыньи — *клавицепса паспалюма* (*Claviceps paspali*). Этот гриб

развивается на дикорастущих злаках из рода паспалюм — пальчатой траве или пальчатой гречке, паспалюме расширенном и др. В отличие от спорыньи пурпурной распространение этого вида ограничено только экваториальной и экваториальной зонами (карта 5). В нашей стране он встречается только в низменной полосе Западной Грузии и на Каспийском побережье Азербайджана.

По циклу развития этот вид сходен с предыдущим. После заражения цветков аскоспорами на колосках развивается конидиальное спороношение типа сфацелия, с очень обильным выделением «медвяной росы», стекающей на листья и стебли растений. Позднее в таких цветках развиваются склероции размером 2—5 мм, светло-коричневые, неправильно шаровидные, обычно с бугорчатой растрескивающейся поверхностью. Цветковые чешуи широко раскрываются и срываются со склероцием. В одном колосе образуется до 50 склероциев, их форма резко меняется. Если здоровые колосья тонкие, прямые и правильно четырехрядные, то больные утолщены, имеют неправильную форму и выглядят взъерошенными (рис. 103). После перезимовки склероции прорастают несколькими головчатыми стромами желтого цвета. Диаметр головки стромы 0,5—2 мм, длина ножки, как и у спорыньи пурпурной, зависит от глубины залегания склероция в почве. Этот гриб может паразитировать и на некоторых видах проса. Его довольно узкий ареал определяется, по-видимому, температурными требованиями. Он очень плохо переносит низкую температуру зимой, особенно в условиях повышенной влажности, в которых он обычно развивается.

Заболевание животных, вызываемое склероциями этого гриба, было известно в Америке еще в прошлом столетии. У нас в стране оно впервые зарегистрировано в 1942 г. в Закавказье. Токсикоз связан с поражением центральной нервной системы под действием алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба, и проявляется в расстройстве координации движений животного, в связи с чем получил местное название «бандала» («пьяная походка»). При длительном кормлении зараженным склероциями гриба сеном или травой животные гибнут. Токсикоз наблюдается у лошадей, крупного рогатого скота и овец.

Алкалоиды спорыньи широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний. В официальную медицину спорынья была введена в начале XIX в., тогда же было начато и изучение алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба. Однако еще задолго до изучения действующих компонентов склероциев их широко применяли в акушерстве. Использование их в медицине упоминается уже в работах А. Лоницера (1582) и Р. Я. Камерариса (1688).

Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов. Классические алкалоиды спорыньи —

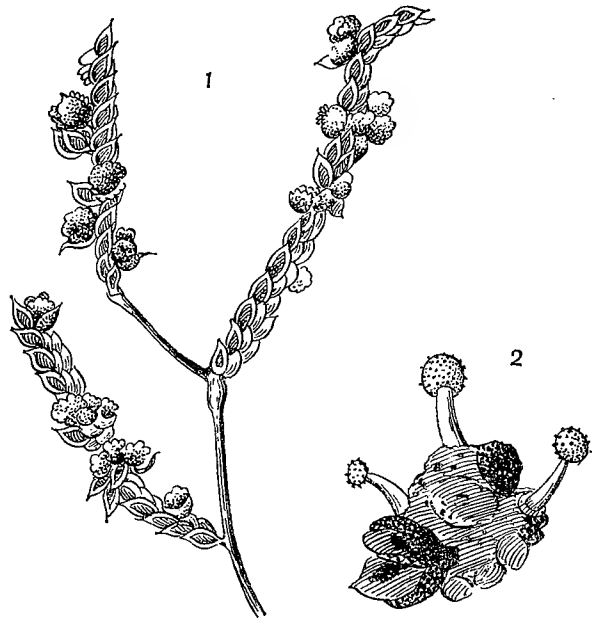


Рис. 103. Спорынья паспалюма (*Claviceps paspali*): 1 — пораженный колос паспалюма со склероциями; 2 — проросший склероций.

производные лизергиновой и изолизергиновой кислот. Наиболее ценны для медицины пептидные алкалоиды, в состав которых входят лизергиновая или изолизергиновая кислота, пептид и пировиноградная кислота или ее производные. Некоторые производные лизергиновой кислоты (амид, диэтиламид) обладают галлюциногенными свойствами. Первый химически чистый алкалоид из этой группы был получен в 1918 г., а в 1943 г. осуществлен химический синтез диэтиламида лизергиновой кислоты — препарата ЛСД.

Вторая группа — клавиновые алкалоиды (агроклавины, элимоклавины и др.) — известна относительно недавно. Алкалоиды этой группы содержатся в больших количествах в склероциях спорыньи на дикорастущих злаках в Африке и на Дальнем Востоке. В склероциях спорыньи пурпурной и спорыньи паспалюма содержатся алкалоиды из обеих групп. Клавиновые алкалоиды обнаружены также у некоторых дейтеромицетов (*Aspergillus fumigatus*, *Penicillium* spp.) и зигомицетов (*Rhizopus nigricans*). В семенах некоторых бьюнковых из Центральной Америки (ипомея и др.) обнаружен пептидный алкалоид эргозин. Эти растения входили в состав ритуального лекарства древних ацтеков и индейцев Мексики, обладавшего галлюциногенными свойствами.

Биологическое действие алкалоидов спорыньи многообразно. Они вызывают сокращение сосудов и других органов с гладкими мышцами, обладают нейрогуморальным действием, являясь ан-

антагонистами адреналина, влияют на деятельность центральной нервной системы.

Алкалоиды содержатся только в склероциях гриба в количестве 0,0001—0,75%. Обычно присутствует смесь алкалоидов всех групп в разных отношениях.

В промышленном производстве алкалоидов спорыньи принципиально возможны три метода: получение их из склероциев, выращенных на растениях, биосинтез алкалоидов в сапротрофной культуре спорыньи и частичный или полный химический синтез алкалоидов. В отношении последнего способа получения алкалоиды напоминают антибиотики. Хотя их синтез и возможен, он экономически невыгоден.

Наиболее экономически выгодным способом получения пептидных алкалоидов до настоящего времени остается культура спорыньи на ржи. В ранний период промышленного производства алкалоидов склероции собирали на естественно пораженных полях. В 1930—1940 гг. были разработаны методы искусственного разведения спорыньи на ржи. Для заражения растений в поле используют взвесь конидий гриба, полученных в сапротрофной культуре или на ржи в теплице. Полученных с 1 м² растений в теплице конидий достаточно для заражения 0,1—0,2 га поля. Заражение проводят при помощи специальных машин или инокуляционных пистолетов.

Для разведения в искусственной культуре используют тщательно отселекционированные штаммы спорыньи с высоким содержанием нужной группы алкалоидов. Если в дикорастущих склероциях содержание алкалоидов колеблется обычно в пределах 0,027—0,24%, то в искусственной культуре селекционных штаммов их содержание более стабильно и составляет 0,4—0,6%. Для увеличения урожая склероциев применяют агротехнические приемы, удлиняющие период цветения ржи, — посев в разные сроки, разная глубина заделки семян. Наилучшее их развитие наблюдается при влажности воздуха до 74%, ее снижение уменьшает урожай склероциев.

Сбор склероциев производится вручную или машинами. Урожай их составляет 50—100 кг/га, а в годы с благоприятными погодными условиями — до 150—200 кг/га.

Недостатки этого метода — получение в год только одного урожая склероциев, сильное влияние погоды на урожай. Так, снижение влажности воздуха на 1,5% приводит к снижению урожая склероциев на 4,5%. Поэтому уже давно делались попытки освоения сапротрофной культуры спорыньи для получения алкалоидов. Первый патент на такой метод был получен в 1910 г., однако лишь в последние 30 лет удалось получить в глубинной и поверхностной культуре спорыньи достаточно высокий и стабильный выход алкалоидов клавиновой группы и простых производных лизергиновой кислоты. В сапротрофной культуре

используются обычно селекционные штаммы спорыньи пурпурной и спорыньи паспалюма, выход алкалоидов у которых составляет от 600 мг до 1—2 г на 1 л культуры. У исходных диких штаммов их выход 10—100 мг/л.

Получение в культуре пептидных алкалоидов разрабатывается сейчас во многих странах — СССР, США, Германии, Канаде, Швеции, Японии и др. Биосинтез может быть направлен в сторону образования фармацевтически ценных пептидных алкалоидов, и в этом направлении проводятся интенсивные поиски.

Грибы рода *кордицепс* (*Cordyceps*) — паразиты насекомых, значительно реже пауков, грибов. Их стромы развиваются из плотной массы мицелия, заполняющей тело хозяина, — эндосклероция или псевдосклероция. Размеры и форма стром разнообразны. Они могут быть очень длинными, нитевидными, как у *кордицепса удлиненного* (*C. elongata*), цилиндрическими, булавовидными или головчатыми. У одних грибов они очень мелкие, не превышающие 1,5—2,5 мм в длину; у других могут достигать длины 20—30 см. Стром разнообразно окрашены — беловатые, серые, желтые, оранжевые, красные, коричневые, зеленые и черные. Перитеции образуются обычно только на части стромы, а ножка остается стерильной. Сумки цилиндрические, очень длинные, от 80 до 700 мкм длиной. Аскоспоры нитевидные, многоклеточные, по длине равны сумкам, в зрелости после выбрасывания из перитеция распадаются на одноклеточные фрагменты. Обычно в цикле развития присутствует конидиальная стадия.

Род включает около 200 видов. Большинство из них паразитирует на насекомых из различных отрядов — жуках, бабочках, перепончатокрылых, полужесткокрылых, прямокрылых, равнокрылых и двукрылых. Только 3 вида этого рода паразитируют на пауках. Несколько грибов из рода *кордицепс* паразитируют на грибах. Два из них развиваются на склероциях спорыньи и встречаются в Европе (*C. clavicipitis*) и Японии (*C. clavicipitcola*). Два других вида часто встречаются на подземных клейстотециях оленьего трюфеля (*Elaphomycetes*) в умеренной зоне северного полушария.

Большинство грибов рода *кордицепс* обитает в гомарктической зоне (Европа, Азия, Северная Америка, Северная Африка). Космополитом является только один вид — *кордицепс бугорчатый* (*C. tuberculata*). Широта ареалов гомарктических видов различна. Одни из них встречаются во всех районах зоны, как *кордицепс военный* (*C. militaris*), *кордицепс головчатый* (*C. capitata*) и *кордицепс офиоглоссовидный* (*C. ophioglossoides*). У других ареалы очень небольшие. Например, 5 видов, паразитирующих на цикадах, известны только в Японии, а *кордицепс китайский* (*C. sinensis*) встречается только в Северном и Центральном Китае.

Один из наиболее распространенных в умеренной зоне представителей этого рода — *кордицепс военный* — развивается на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Его часто можно встретить на куколках коконопрядов из родов *гастропахы*, *дендролимуса* и других.

Аскоспоры этого гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают, и их ростковые трубки внедряются в тело хозяина через дыхальца или непосредственно через покровы, гидролизуют хитин. Гифы гриба развиваются в теле насекомого и образуют цилиндрические гифенные тела, постепенно заполняющие все тело хозяина. После гибели куколки и использования грибом всего содержимого в ее покровах образуется твердая гифенная масса псевдосклероция.

Осенью псевдосклероции прорастают оранжево-желтыми или оранжево-красными головчатыми стромами высотой 4—6 см и толщиной 0,5—1 см (табл. 13), поднимающимися над поверхностью почвы.

Кордицепс военный редко вызывает эпизоотии, однако иногда находят большие группы его стром (более 200 стром на одном участке).

При искусственном заражении куколок конидиями из культуры их гибель наблюдается уже через 5 суток, а через 45—60 суток развиваются стромы с зрелыми перитециями.

У *кордицепса бугорчатого*, встречающегося во всех зонах земного шара на взрослых бабочках, развивается белый мицелий, покрывающий тело насекомого и прикрепляющий его к субстрату. Многочисленные стромы выходят из разных частей тела хозяина. Их форма сильно варьирует, от короткоцилиндрических до булавовидных. Верхняя часть стромы, несущая перитеции, желтоватая или серая, длиной 2—11 мм и толщиной 1,2—2 мм. Ножка коричневая, толщиной 0,5—2 мм.

Кордицепс китайский, обитающий в Китае на личинках бабочек из семейства тонкопрядов, образует цилиндрические или веретеновидные стромы черного цвета, выходящие всегда из головы насекомого и длиной 4—7 см. В сухом виде эти стромы используют в пищу.

Ткани насекомых, убитых *кордицепсами*, не заселяются бактериями и не разлагаются. Это связано с образованием грибом антибиотика *кордицепина*, выделяемого в ткани хозяина и защищающего субстрат от заселения микроорганизмами. Такое приспособление к защите субстрата от конкурентов наблюдается у многих грибов, паразитирующих как на растениях (*Penicillium expansum*, *Trichothecium roseum*), так и в тканях животных (*Trichophyton*). Если такой антибиотик образуется паразитом в процессе его развития на живом хозяине, он может играть определенную роль в патогенезе. *Кордицепин* в этом плане пока не изучен, неизвестно также его действие на насекомых.

Кордицепс офиоглоссовидный и *кордицепс головчатый*, паразитирующие на плодовых телах различных видов оленьего трюфеля, распространены во всех районах гомарктической зоны. Мицелий этих грибов проникает через перидий в клейстотеций хозяина и образует в нем псевдосклероций. Форма и окраска клейстотеция при этом не меняются. Иногда мицелий паразита покрывает часть плодового тела хозяина, образуя ризоморфы или сплетения гиф (рис. 104).

Стромы *кордицепса офиоглоссовидного* развиваются летом и осенью. Они булавовидные, постепенно расширяющиеся к вершине, часто уплощенные (рис. 104), высотой 4—10 см, оливково-черные, оливково-коричневые или черные. Нижняя часть стромы желтоватая, желтый мицелий паразита окружает в почве плодовое тело оленьего трюфеля. Иногда этот вид встречается в большом количестве. Его ареал совпадает с ареалом хозяина.

У *кордицепса головчатого* образование стром происходит в октябре — ноябре. Стромы головчатые, их верхняя шаровидная часть хорошо отграничена от ножки, темная, красно-коричневая или оливково-коричневая, поверхность ее выглядит точечно-шероховатой от слегка выступающих остиол перитециев, диаметр 5—20 мм. Ножка стромы обычно уплощена и искривлена, длиной 3—8 см, желтая с волокнистой поверхностью.

Единственный род из порядка спорыньевых, у представителей которого не образуются ни стромы, ни субикулюм, а перитеции развиваются на

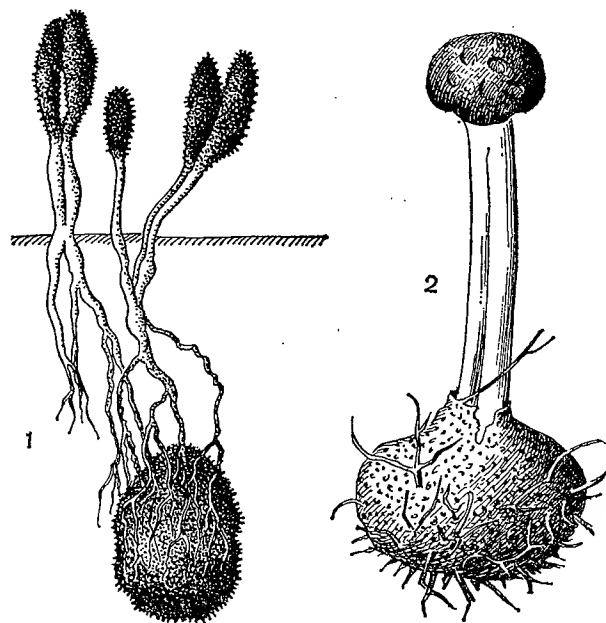


Рис. 104. *Кордицепсы*, паразитирующие на оленьих трюфелях:
1 — *кордицепс офиоглоссовидный* (*Cordyceps ophioglossoides*); 2 — *кордицепс головчатый* (*C. capitata*).

мицелии,— *бария* (Baria). В нем известны два очень редких вида: *бария паразитическая* (B. parasitica), обитающая на перитециях аскомицетов из рода *бертия* (Bertia), и *бария лишайниковая* (B. lichenicola), встречающаяся на лишайниках. У этих видов на перитециях или талломе хозяина образуются белые дерновинки мицелия, на которых развиваются грушевидные, оливково-серые перитеции с сочным перидием из толстостенных округлых клеток.

В тропиках на стеблях бамбука развиваются спорыньевые с крупными стромами неправильно шаровидной или подушковидной формы. У *микомалюса бамбукового* (Mycomalus bambusinus) строны диаметром до 6 см, жесткомясистые, шаровидные или чаще клубневидные. Перитеции в них располагаются полоской по экватору строны, сверху и снизу строма стерильна. По форме и окраске строны этого гриба напоминают яблоко, что и отразилось в его родовом названии. Другой тропический вид — *аскополипорус разноцветный* (Ascopolyporus polychrous) — образует клубневидные или копытообразные строны диаметром до 7 см, по внешнему виду напоминающие плодовые тела трутовиков. Перитеции образуются в нижней части строны, их остиолы придают ей пористый вид, что еще больше увеличивает сходство этого гриба с трутовиками.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ДИСКОМИЦЕТЫ

Плодовые тела дискомицетов — апотеции. Аскоспоры их освобождаются активно. Исключение — порядок трюфелевых (Tuberales), у которых освобождение аскоспор происходит после разрушения перидия.

ПОРЯДОК ГЕЛОЦИЕВЫЕ (HELOTIALES)

Гелоциевые грибы характеризуются сумками, которые открываются не в виде крышечки на верхушке, как сумки пецицевых грибов (с. 181), а в виде трещины или поры. Пора обычно довольно хорошо видна в утолщенной стенке верхушки сумки. Плодовые тела гелоциевых в большинстве случаев — типичные апотеции сравнительно малых размеров. Самые маленькие из них диаметром не крупнее 0,02 мм, а большие высотой и диаметром 2—3 см. Плодовые тела еще более крупные встречаются очень редко. Таким образом, в среднем апотеции гелоциевых бывают диаметром 1—3 мм.

Анатомическое строение апотециев у гелоциевых имеет характерные для всех типичных апотециев черты. Однако для апотециев некоторых представителей этого порядка характерно упро-

щенное строение, вследствие чего в них отсутствует внутренняя ткань — мякоть — между внешним эксципулом (оболочкой апотеции) и субгимением (сплетение гиф под гимением). Такие апотеции состоят только из гимения, тонкого субгимения и гомогенного внешнего эксципула. Апотеции гелоциевых нередко имеют хорошо развитую тонкую ножку (рис. 105).

Споры гелоциевых очень часто асимметричные, многоклеточные, но всегда с гладкой оболочкой. В некоторых семействах встречаются представители с окрашенными спорами.

Гелоциевые грибы — обитатели различных растительных субстратов. Лишь немногие виды можно отнести к напочвенным сапротрофам. Почти полностью отсутствуют представители таких экологических групп, как карбофилы и копрофилы, среди которых можно обнаружить немало пецицевых грибов.

Многие виды гелоциевых грибов активно разлагают субстрат, на котором произрастают. Во время осеннего листопада земля под деревьями в лесу покрывается слоем пожелтевших листьев осины, березы, ольхи, клена. Но еще до того, как ляжет белый зимний покров, от листьев остаются только черешки и жилки. Основную роль в процессе разложения этих листьев сыграл маленький гелоциевый гриб *Hymenoscyphus caudatus*, плодовые тела которого обильно встречаются в смешанных лесах средней полосы СССР с первой половины сентября до половины октября.

Многие гелоциевые грибы разлагают различные компоненты лесного опада. Важность их роли в круговороте веществ в природе очевидна. Можно подсчитать, что если не было бы грибов, то слой лесного опада увеличился бы в год примерно на 3—5 см и за 100 лет достиг бы толщины в несколько метров.

Наиболее благоприятным местообитанием гелоциевых грибов являются сообщества высоко-травья. Здесь на прошлогодних, отмерших стеблях происходит массовое развитие самых различных гелоциевых грибов.

Большинство гелоциевых грибов является сапротрофами, но во многих семействах встречаются и паразитные виды. Почти все грибы из семейства *склеротиниевых* (Sclerotiniaceae) — паразиты.

Во многих случаях паразитический образ жизни связан с увеличением значения конидиальной стадии в цикле развития. У сапротрофных видов конидиальное плодоношение встречается сравнительно редко.

Половой процесс у гелоциевых грибов осуществляется с помощью спермациев, которые выполняют роль мужских половых клеток. Спермации развиваются в особых органах — спермидиях. Иногда их называют микроконидиями, но, в отличие от настоящих конидий (макроконидий), они не служат средством распространения гриба.

Примером полового процесса у гелоциевых грибов может служить оплодотворение у представителя рода *строматиния* (Stromatinia) из семейства склеротиниевых *Stromatinia gladioli*.

Спермидии этого гриба состоят из пучка разветвленных сперматофоров, вырастающих из одной клетки воздушного мицелия. Они похожи на маленькие млечные капельки диаметром 1,5 мм. Спермации развиваются в больших количествах. Они шаровидные, диаметром 1,2—1,8 мкм, погружены в слизистую жидкость, которая при высыхании приобретает восковидную консистенцию, но легко растворяется в воде.

Женские половые органы у *S. gladioli* вырастают из строны в виде столбиков, высотой 0,8—1,9 мм и толщиной 0,4—0,8 мм. Они светло-коричневые, покрыты волосками и тонким слоем слизистого вещества. Внутри столбика можно видеть аскогон, состоящий из закрученных гиф с редкими перегородками и многоядерными клетками. От аскогона вырастают к верхушке столбика трихогинные гифы. Оптимальная температура для развития женских половых органов гриба *S. gladioli* — 13—24 °C. Спермации, попавшие на верхушки столбиков, оплодотворяют аскогон, что сопровождается развитием апотециев. Обычно столбик с аскогоном разветвляется после оплодотворения и дает начало нескольким зачаткам апотециев. Апотеции развиваются в течение двух недель после оплодотворения.

S. gladioli — гетероталличный вид: аскогоны не оплодотворяются спермациями с того же мицелия. Оплодотворение может осуществляться спермациями с мицелия другого полового типа.

У других гелоциевых грибов половой процесс осуществляется в основном таким же путем. Различия зависят от того, в какой стадии развития вегетативных органов гриба появляются спермидии и аскогоны.

Обычно это происходит раньше, чем у *S. gladioli*, аскогоны которого развиваются лишь после того, как уже практически закончился вегетативный рост гриба и образовалась строма, где откладываются питательные вещества, используемые после периода покоя. Наблюдать аскогоны довольно трудно, и поэтому половой процесс описан детально лишь у некоторых видов.

Спермации известны у многих видов из всех семейств гелоциевых грибов, и экспериментально установлено, что среди последних есть и гетероталличные, и гомоталличные виды.

СЕМЕЙСТВО ГЕОГЛОССОВЫЕ (GEOGLOSSACEAE)

Это семейство объединяет немногочисленную группу гелоциевых грибов, характеризующихся сравнительно крупными булавовидными или лопатовидными плодовыми телами. За редким исключением, они почти всегда — напочвенные сапротрофы: плодовые тела их могут быть высотой

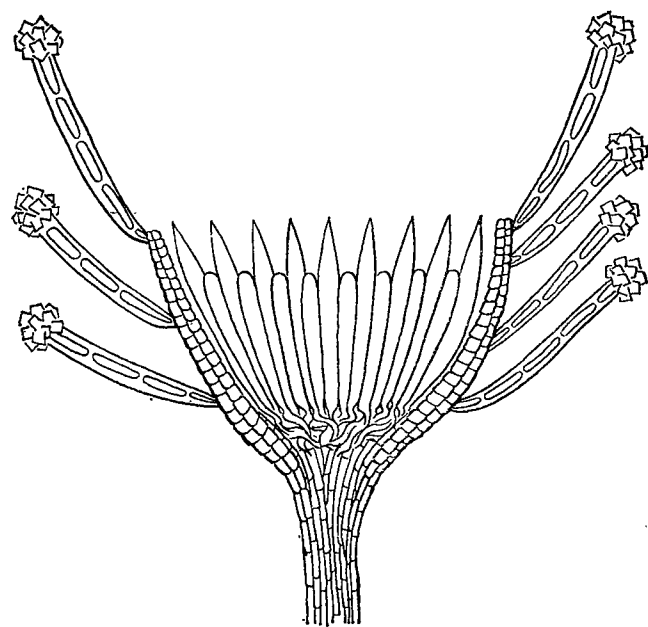


Рис. 105. Строение плодового тела гелоциевого гриба (схема).

до 10 см, диаметром до 2 см. Плодовые тела геоглоссовых имеют хорошо развитую ножку, и по строению они являются модифицированными апотециями, у которых выпуклый диск вырос в вытянутую верхнюю часть плодового тела и гимений покрывает наружную поверхность образовавшейся таким образом шляпки (рис. 106).

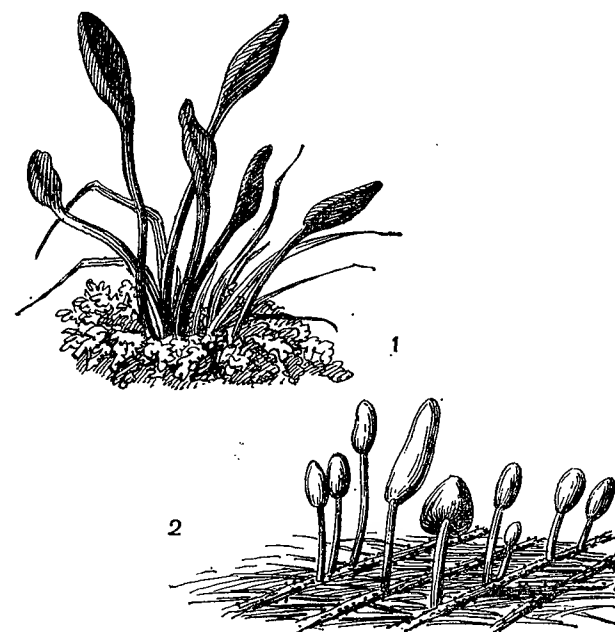


Рис. 106. Гелоциевые: 1 — трихоглоссум болотистый (*Trichoglossum sphagnophilum*); 2 — митруля палудоза (*Mitruula paludosa*).

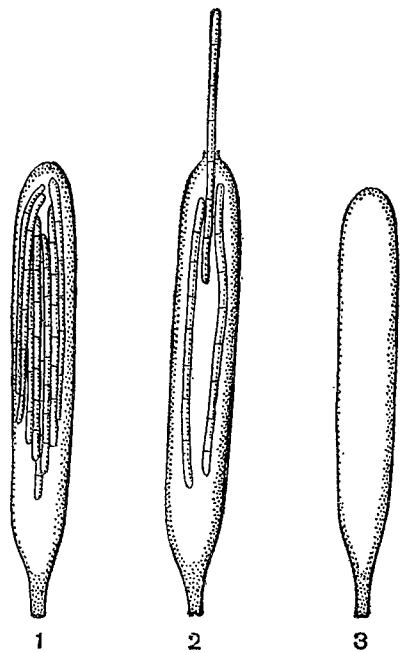


Рис. 107. Выход аскоспор у гелосиевого гриба.

У геоглоссовых грибов преобладают длинные цилиндрические многоклеточные споры, которые у представителей родов *геоглоссум* (*Geoglossum*) и *трихоглоссум* (*Trichoglossum*) окрашены в бурый цвет. Одноклеточные споры встречаются у некоторых грибов рода *микроглоссум* (*Microglossum*), у более примитивных представителей семейства *спрагуола* (*Spragueola*) и др. Геоглоссовым грибам весьма характерно сильное и разнообразное развитие верхних клеток парафиз. Они часто расширены, имеют различную форму и выступают над сумками, образуя эпитеции.

Обычные представители геоглоссовых грибов в лесах умеренного пояса — *спатулария* (*Spathularia flavida*) и *кудония* (*Cudonia circinans*), произрастающие на подстилке в ельниках и смешанных хвойных лесах. Нередко они образуют «ведьмины круги», и в одном месте можно найти десятки плодовых тел. Оба вида считают съедобными грибами, но первый из них не имеет практического значения из-за малого размера плодовых тел, а второй, согласно недавним исследованиям, содержит тот же самый токсин гиромитрин, что и строчок весенний, и является опасным ядовитым грибом.

В болотах и на заболоченных лугах нередко можно увидеть черные булавовидные плодовые тела *трихоглоссума болотистого* (*Trichoglossum sphagnophilum*). Этот гриб более влаголюбив, чем остальные представители этого семейства. Его плодовое тело покрыто многочисленными темными игловидными щетинками, так что весь гриб кажется бархатистым. Споры трихоглоссума

болотистого длинные, цилиндрические, шестнадцатиклеточные, окрашенные в бурый цвет.

В сумке они расположены параллельно друг другу, в одном пучке. Из-за этой особенности они не могут освободиться одновременно или почти одновременно, как споры других дискомицетов, а выбрасываются из сумок в определенной последовательности. Когда сумка созревает, она лопается: в ее верхней части образуется небольшое круглое отверстие. Тотчас же одна из спор выдавливается в открывшуюся пору, полностью закупоривая сумку. Под влиянием гидростатического давления в сумке эта спора выдавливается из нее (рис. 107). Пока не выйдет около половины споры, она движется очень медленно. Затем спора быстро набирает скорость и в конце концов выбрасывается с такой быстротой, что за ней нельзя уследить до тех пор, пока ее движение не замедлится вследствие сопротивления воздуха и она не промелькнет на расстоянии около 0,5 см от поверхности плодового тела. Немедленно после выбрасывания одной споры ее место занимает другая, закрывающая пору на верхушке сумки прежде, чем сумка подвергнется какому-либо сжиганию. Эта спора, в свою очередь, вылетает через несколько секунд после первой и так далее, пока не будет выброшен весь комплект из восьми спор. После выбрасывания последней споры сумка быстро сжигается, поскольку больше нет спор, которые действовали бы в качестве временной пробки.

Выбрасывание спор у трихоглоссума и геоглоссума характеризуется также тем, что оно происходит не «взрывами» в ответ на механический толчок от соприкосновения с апотециями или от движения воздуха, как у большинства дискомицетов, а в виде постепенного процесса, который усиливается под влиянием солнечной радиации. Поэтому такой тип выбрасывания спор называют радиосенситивным, в отличие от более распространенного тактиосенситивного («взрывами», «залпами»).

Многие виды геоглоссовых — гигрофилы или умеренные гигрофилы. Обычно их можно найти во влажных местообитаниях. Эти грибы также сравнительно теплолюбивы, и ареал многих видов совпадает с распространением широколиственных пород, хотя они и предпочитают смешанные и хвойные леса. На Дальнем Востоке встречается самая богатая в Советском Союзе флора геоглоссовых. В сезон муссонных дождей в хвойно-широколиственных лесах Хабаровского края и Приморья почти на каждом шагу встречаются черные палочки геоглоссума и трихоглоссума. Видовое разнообразие их здесь также большое. Наряду с ними на Дальнем Востоке растут оранжевого цвета *Microglossum fumosum* и оливкового *M. rufum*. Эти виды распространены и в Северной Америке. Они свидетельствуют о тесных связях между грибной флорой Северной Америки и Восточной Азии.

СЕМЕЙСТВО СКЛЕРОТИНИЕВЫЕ (SCLEROTINIACEAE)

Наиболее характерный признак всех грибов этого семейства — наличие склероция или строми, из которых вырастают апотеции. Подавляющее большинство видов этого семейства — паразиты. Образование их склероциев связано с особенностями их жизненных циклов.

Апотеции склеротиниевых грибов развиваются, как правило, весной. Исключение составляют сапротрофные виды рода *рутстроения* (*Rutstroemia*), которые причисляются к осенним грибам. Из почвы появляются крупные (диаметром более 1 см) коричневые бокальчики *Sclerotinia tuberosa* (табл. 14). Их можно всегда найти только в растительном сообществе с ветреницами. Если выкопать ножку гриба, то оказывается, что она начинается из крупного шаровидного черного склероция на корневище ветреницы. Другие склеротиниевые грибы можно встретить на прошлогодних мумифицированных цветках или плодах разных растений: на сережках осины, березы, ольхи, на плодах березы и осоки, на ягодах брусники, голубики, клюквы, на диких яблоках и грушах. Встречаются они на стеблях тростника и осоки, а также на многих субстратах.

Отмечено, что склеротиниевые грибы плодоносят одновременно с цветением их растений-хозяев. Это тесно связано с биологией распространения склеротиниевых грибов.

Апотеции склеротиниевых грибов обладают позитивным фототропизмом, в результате которого они всегда стремятся к свету. Благодаря этому апотеции вырастают из склероциев, которые часто погружены в почву или в слой прошлогоднего опада, к открытому воздуху и выбрасывают аскоспоры, так, что они захватываются и разносятся ветром. Аскоспоры выбрасываются из сумок силой осмотического давления, когда лопаются поры в утолщенных верхушках сумок. Это случается, если, например, ветер сотрясает апотеции, что служит толчком для одновременного открывания всех зрелых сумок в апотеции.

Все зрелые споры разбрасываются одним «залпом» на довольно большое расстояние от плодового тела (например, около 5 см у *Sclerotinia tuberosa*). Склеротиниевые грибы по типу освобождения спор относятся к типично тактиосенситивным дискомицетам.

Споры, попавшие на подходящий субстрат, прорастают, но первичный мицелий обладает очень слабой жизнеспособностью и малой способностью к проникновению в растительные ткани. Это объясняется тем, что аскоспоры склеротиниевых грибов содержат мало питательных веществ. Удачная инфекция обеспечивается лишь в том случае, когда в месте попадания спор имеются определенные питательные вещества и стимуляторы роста, которые встречаются в ранах, в выделе-

ниях субкутикулярных тканей или в железистых выделениях рыльцевых клеток. Поэтому лучше всего прорастают те споры склеротиниевых грибов, которые попадают на рыльце их растений-хозяев. Мицелий от проросшей на рыльце споры легко проникает через канал пестика во внутренние части цветка и оттуда — в вегетативные части растения. У многих видов склеротиниевых грибов заражение происходит исключительно через цветки растений-хозяев, чем и объясняется совпадение времени плодоношения гриба со временем цветения растения-хозяина. Некоторые склеротиниевые грибы заражают своего растения-хозяина и через молодые, только что распустившиеся листья, тогда время плодоношения гриба совпадает со временем облиствления.

После удачного заражения склеротиниевые грибы питаются за счет своих растений-хозяев. К настоящим паразитам, которые получают питательные вещества из живых клеток своего хозяина, не убивая их, относятся лишь немногие виды склеротиниевых. Грибы большинства видов относятся к некрогенам и некротрофам, гифы которых сперва убивают клетки и ткани хозяина, а затем питаются уже мертвым органическим веществом. Даже грибы паразитарных видов в начальных стадиях развития являются паразитами и лишь позднее превращаются в некротрофы.

Некоторые грибы рода *склеротиния* (*Sclerotinia*), например *S. sclerotiorum*, проникают при благоприятных условиях в любые части растения-хозяина и уничтожают его, но они бывают скорее исключениями среди склеротиниевых грибов. Большинство видов этого семейства развивается в строго ограниченных частях хозяина: или в стеблях, или в корневищах, листьях, сережках, плодах, где и образуются склероции. Склероции — органы накопления и сохранения пищи. Они у различных представителей склеротиниевых грибов бывают разного типа.

У склеротинии развиваются клубневидные склероции, свободно образующиеся на воздушных гифах. Их форма зависит от формы тех полостей в органах растения-хозяина, где они развиваются. Если они развиваются без влияния внешнего давления, они имеют шаровидную форму. В строении склероциев можно различать черную кору и белую (или сероватую) мякоть. Все запасы питательных веществ содержатся в толстых гифах мякоти. Когда из склероциев вырастают апотеции, эти питательные ресурсы используются полностью и склероции превратятся в пустые шарики.

Полые шаровидные склероции характерны для грибов рода *монилиния* (*Monilinia*). Они образуются под эпидермисом пораженного плода и покрыты снаружи и изнутри черной корой.

Мумиевидные склероции, характерные для грибов рода *цибория* (*Ciboria*), подражают форме пораженных органов — сережкам или семенам.

Они образуются путем переваривания тканей субстрата и замещения их гифами мицелия.

Типичные склеротии у грибов рода *rutstroemia* (Rutstroemia) отсутствуют, вместо них развиваются субстратные стромы. Такая строма видна на поверхности поврежденного листа в виде черной корочки. Эта корочка — кора стромы, которая окружает те ткани субстрата, которые гриб «запасает» для питания. Внутри стромы ткань субстрата пронизана рыхлой сетью сплетения тонких гиф гриба. Примерно в то же время, когда начинают развиваться склеротии, появляются и сперматии.

Бесполое размножение склеротиниевых грибов осуществляется с помощью конидий, но они встречаются далеко не у всех представителей этого семейства. Конидиальное плодоношение наиболее характерно для представителей родов монилиния и ботриотиния.

Многие склеротиниевые грибы — важные возбудители болезней растений.

Род Монилиния (Monilinia)

Грибы этого рода образуют склеротии в плодах разных растений из семейств розоцветных и брусничных. В цикле развития у них всегда встречается конидиальное плодоношение типа *монилия* (Monilia). Многие грибы этого рода были впервые подробно изучены крупным русским микологом М. С. Ворониным.

Рассмотрим цикл развития гриба *Monilinia urnula*, паразитирующего на бруснике. Апотеции *M. urnula* развиваются из склеротиев примерно в середине или во второй половине мая. Аскоспоры попадают на молодые побеги брусники и прорастают. Ростковые трубки проникают через клетки эпидермиса в стебли и листья растения, вызывая характерное заболевание. Стебель пораженного молодого побега становится на определенном протяжении вялым, сморщивается и засыхает (при этом стебель вначале желтеет, затем буреет и наконец почти чернеет), в большинстве случаев он изгибается. Листья на пораженном участке стебля также буреют, чернеют и засыхают, но чаще всего засыхает и чернеет только нижняя поверхность пластинки листа, а верхняя остается свежей, зеленой.

Гифы гриба распространяются по стеблю междоузельно, вначале в камбиальном слое, затем в древесине и даже в сердцевине. В коре их в это время еще нет, хотя кора по большей части уже отмирает и окрашивается в бурый цвет. Гриб выделяет вещества, убивающие клетки стебля брусники, и питается уже мертвыми частями пораженного стебля, являясь, таким образом, типичным некрофитом.

После того как в пораженной части стебля все слои коры убиты, начинается бурное и пышное дальнейшее развитие гриба. Теперь появляются

в очень большом количестве гифы, которые распространяются между клетками внутренней паренхимы коры и растут в сторону ее наружной части. Чем больше гифы приближаются к наружной мелкоклеточной зоне коры, тем толще они становятся. Достигнув этой зоны, они распространяются в ней как в радиальном, так и в вертикальном направлении, между отмершими клетками коры и эпидермиса, а также между эпидермисом и кутикулой. В гифах образуется много перегородок, и клетки приобретают более или менее округлую или эллипсоидальную форму. Таким образом, в наружной зоне коры образуется бесцветная псевдопаренхиматическая грибная строма. Она развивается чаще всего на одной стороне стебля, что и вызывает коленообразный изгиб пораженного побега.

Из стромы вырастают гифы, которые разрывают кутикулу. Выходящие из стромы гифы всегда снабжены расположенными на одинаковых расстояниях перетяжками, которые придают им характерную четковидную форму. Вначале эти гифы не имеют ни одной перегородки. Вскоре наступает момент, когда дальнейший верхушечный рост гиф прекращается и они распадаются на отдельные клетки. Каждая клетка теперь становится конидией.

Масса конидий появляется на стебле или на нижней поверхности листьев в виде довольно плотного снежно-белого или слегка желтоватого налета. Теперь пораженные, покрытые конидиями стебли издают сильный, очень приятный, миндальный запах. Этот запах привлекает пчел и мух, которые посещают больное растение и переносят конидии на рыльца расцветающих к этому времени цветков здоровых растений.

Попадая на рыльце, конидии тотчас же прорастают в них в виде длинных ростковых трубочек, которые по каналу пестика проникают в гнезда молодой завязи брусники, постепенно заполняющиеся гифами гриба. В этот период развития гриба зараженные ягоды не отличаются от здоровых. Но в дальнейшем гифы гриба проникают в стенки плода и начинается образование склеротиев полого шаровидного типа. Затем, примерно в то же время, когда здоровые ягоды начинают краснеть, пораженные приобретают грязную желтовато-бурю окраску, затем темнеющую и становящуюся каштаново-бурой.

Одновременно тонкая кожица ягоды сохнет, сморщивается и плотно прижимается к склеротию. Очертания четырех дугообразных ребер склеротиев очень отчетливо выступают через кожу, и каждая ягода, содержащая склеротии, становится сплюсненной и ребристой.

Ягоды со склеротиями очень легко отделяются от плодоножек и перезимовывают на мху, среди лесного опада. Весной, когда снег тает, в склеротиях, еще под снежным покровом при сравнительно низкой температуре, образуются зачатки пло-

довых тел. Апотеции вырастают по одному из каждого склеротия и созревают в конце апреля или начале мая.

Monilinia ledi образует склеротии в плодах багульника. Этот гриб примечателен тем, что у него встречается резко выраженная разнохозяйность. Конидиальную стадию его нельзя найти на багульнике, так как она встречается на молодых побегах голубики. Такая смена питающих растений, обычная для ржавчинных грибов, в других группах грибов встречается очень редко, и *M. ledi* — интересный пример этого феномена.

M. fructigena является наиболее известным и важным в хозяйственном отношении видом этого рода. Этот возбудитель черной гнили яблок и других семечковых плодовых культур встречается практически в каждом фруктовом саду. Пораженные грибом яблоки буреют и покрываются желтоватыми подушечками конидиеносцев (табл. 14). Первичное заражение происходит посредством конидий, через рыльце, но конидии с больших яблок заражают все новые и новые плоды. В пораженных плодах развиваются полые шаровидные склеротии, в результате чего яблоки чернеют.

В отличие от других грибов рода монилиния у *M. fructigena* сумчатая стадия (апотеции) развивается исключительно редко. Чаще всего перезимовывающие склеротии прорастают весной снова в виде конидий. Так, у *M. fructigena* и возбудителя гнили косточковых пород *M. cinerea* наблюдается сильное уменьшение значения сумчатой стадии в цикле развития. Известны лишь немногие случаи, когда при очень благоприятных условиях отмечено развитие апотециев *M. fructigena*.

Род Склеротиния (Sclerotinia)

Виды этого рода растут преимущественно на представителях семейства осоковых. Весной, во время цветения, аскоспоры, переносимые ветром, попадают на рыльце и прорастают там. Зараженные соцветия погибают и буреют после проникновения гриба в отдельные цветки. Зараженные стебли никогда не плодоносят. Гифы гриба растут медленно вниз по стеблю и под его эпидермисом образуют сперматии. Они прорываются через эпидермис и появляются на стебле в виде изумрудных или коричневатых слизистых капелек. Дождь, роса и насекомые распространяют сперматии по умирающему стеблю вниз, где начинают развиваться склеротии. Сперматии участвуют в процессе оплодотворения в качестве мужских половых клеток, но точный механизм оплодотворения пока не изучен. Конидиальное спороношение у грибов рода *Sclerotinia* отсутствует и склеротии развиваются в стеблях растений-хозяев. Сначала они напоминают кусочки ваты, но постепенно твердеют, у них дифференцируются черная кора и розоватая мякоть, позднее становящаяся

белой. Поздно осенью, когда склеротии созревают, они выступают из разложившихся стеблей. У некоторых грибов они выпадают в воду или на моховой покров вокруг растений-хозяев. У других они остаются внутри стеблей, и выступает только частично их поверхность. Гриб каждого вида имеет склеротии более или менее характерной формы, которая при этом очень во многом зависит от условий развития гриба в стеблях. Склеротии перезимовывают среди растительных остатков, и следующей весной из них вырастают апотеции.

Многие виды рода склеротиния строго специализированы к определенным питающим растениям, в частности те виды, грибы которых развиваются на растениях семейства осоковых. Но есть в роде склеротиния вид с очень широким физиологическим спектром, поражающий широкий круг питающих растений из разных семейств. Это — *S. sclerotiorum*.

S. sclerotiorum хорошо известен как возбудитель белой гнили различных сельскохозяйственных культур. Он встречается на корнях свеклы, дикорастущей моркови, петрушки, на стеблях подсолнечника, томата, фасоли, бобов, гороха, салата, льна и многих других, на плодах огурцов и кабачков, томатов, гороха, фасоли, бобов, на соцветиях сложноцветных (в частности, подсолнечника), на клубнях картофеля, на кочанах капусты (при хранении) и т. д.

Развитие гриба сопровождается характерными внешними признаками. Поверхность растения покрывается относительно плотным, войлочным, чисто-белым воздушным мицелием гриба, на котором через несколько дней начинают образовываться склеротии в виде более плотных и вначале также чисто-белых мицелиальных скоплений диаметром 3—5 мм. Зачатки склеротиев постепенно сереют, а впоследствии чернеют. В процессе созревания они выделяют много воды в виде бесцветных капелек, которыми склеротии как бы усыпаны при развитии во влажной атмосфере. Склеротии образуются обычно в больших количествах, группами или рассеянно. Тем временем пораженная ткань растения размягчается и разрушается. Склеротии бывают обычно шаровидные или продолговатые, диаметром от 0,5 до 4 см, но иногда значительно крупнее, имеют форму полостей в тех частях растений, где развивались. Так, в корзинках подсолнечника образуются склеротии, заполняющие всю корзинку и имеющие сетчатый вид. Конидиальное спороношение у *S. sclerotiorum*, как и у других видов рода склеротиния, отсутствует.

Этот гриб встречается довольно часто не только в природе, но и в овощных хранилищах, где является опасным возбудителем гнили. Гниль распространяется в хранилищах очень быстро, переходя с одного корня на окружающие.

Апотеции развиваются из склеротиев по одному (в природных условиях в конце мая — начале июня).

Род Цибория (Ciboria)

Виды этого рода — паразиты цветков и плодов различных растений. Они отличаются от видов рода монилинии отсутствием конидиальной стадии и строением склероциев. Склероции представителей рода цибория мумиевидные. При поверхностном осмотре они очень сходны с непораженными прошлогодними сережками или плодами питающего растения, но в действительности сережка или плод мумифицированы гифами гриба и превращены в склероции, точно имитирующие внешнюю форму пораженного органа питающего растения. Склероции цибориевых грибов можно отличить от непораженных прошлогодних сережек или плодов только по тому, что из них весной вырастают апотеции, или же при микроскопическом исследовании.

Апотеции грибов *Ciboria* довольно часто встречаются ранней весной. Цибория — один из самых ранних весенних грибов. На сережках ивы можно найти *C. caucus*, на сережках ольхи и осины — *C. amentacea*, на плодах березы — *C. betulae*. Время плодоношения всех их совпадает со временем цветения питающего их растения.

Такие виды, как *C. caucus* и *C. amentacea*, обитают только в мужских сережках питающих растений. Ко времени распускания сережек апотеции грибов уже вполне развиты и выбрасывают зрелые аскоспоры. Им, как и многим другим представителям склеротиниевых грибов, характерна способность расти и развиваться при низкой температуре. Попавшие на тычинки аскоспоры сразу прорастают, и ростовые трубки проникают в тычинки. Мицелий гриба очень быстро захватывает всю сережку. Зараженные сережки быстро вянут, а затем мумифицируются гифами гриба. Склероции состоят из тесно сплетенных гиф, среди которых можно найти остатки клеток питающего растения. Опавшие на землю склероции перезимовывают, на них развиваются спермидии и аскогонии и после оплодотворения вырастают апотеции.

СЕМЕЙСТВО ГИАЛОСЦИФОВЫЕ (HYALOSCYPHACEAE)

К семейству гиалосцифовых относятся те гелоциевые грибы, плодовые тела которых покрыты волосками. Их изящные бокальчики и чашечки встречаются очень часто на отмерших стеблях растений, на опавших листьях, на гниющей древесине. С помощью лупы и микроскопа можно увидеть богатство форм гиалосцифовых грибов. Одни из них покрыты редкими прямыми, другие густыми извилистыми волосками — белыми, ярко-желтыми, бурыми, фиолетовыми, красными. На их верхушках можно увидеть разнообразные скопления кристаллов.

Волоски, которые покрывают снаружи апотеции, — характерный признак всего семейства, но различия в форме, цвете и строении волосков служат основой систематики этого семейства. При этом волоски служат не просто покрывалом для апотециев, а играют важную функциональную роль в жизни гриба. У многих видов волоски толстостенные и с толстыми перегородками, а в клетках волосков всегда содержится живая цитоплазма и живые ядра. Волоски действуют как секреторные органы и выделяют в виде оксалата кальция или различных смолистых веществ остатки обмена веществ гриба. Так, различия в строении и инкрустации волосков у гиалосцифовых грибов являются не произвольным систематическим признаком, а указывают на важные различия в физиологии отдельных видов.

подавляющее большинство гиалосцифовых грибов являются сапротрофами. Паразитизм среди них — явление исключительное, но эти исключения имеют определенное значение в хозяйственном отношении.

Конидиальное спороношение в цикле развития гиалосцифовых грибов не обнаружено. У многих видов известны спермидии и сперматидии, половой процесс происходит у них по общей схеме.

Сезонному развитию гиалосцифовых грибов характерно появление плодовых тел в первой половине вегетационного периода. У отдельных грибов (например, *Trichopeziza leucorphaea* и *T. mollissima*) плодовые тела появляются на отмерших стеблях зонтичных уже весной, в начале мая, еще до развития густого травяного покрова. При сухой погоде они остаются незащищенными от солнечных лучей и высыхают. Но все-таки они остаются жизнеспособными и при возобновлении достаточно благоприятных влажных условий вновь оживают и продолжают расти. Оптимум развития плодовых тел наступает после того, как травянистый покров станет достаточно густым, чтобы защищать почву от солнечных лучей и интенсивного испарения воды. Тогда прошлогодние стебли густо покрываются апотециями *лахнума* (*Lachnum*), *трихопезизы* (*Trichopeziza*) и *трихопезицеллы* (*Trichopezizella*). В конце лета и осенью сильно прогнившие стебли пустеют от апотециев, и в это время года наступает сезон плодоношения тех гиалосцифовых грибов, которые обитают на древесине. В сентябре и октябре на коре осины можно обнаружить коричневые чашечки *Lasio-belonium corticale*, а на сухих обнаженных стволах и ветках лиственных пород — красные апотеции *Perrotia flammea*.

Род Лахнум (Lachnum)

Род лахнум — самый обширный в семействе гиалосцифовых, виды которого распространены как в умеренной зоне, так и в тропиках.

Апотеции лахнума имеют хорошо развитую ножку и покрыты шероховатыми волосками. Они обитают на самых различных субстратах: древесине, опавших листьях и хвое, на стеблях двудольных травянистых растений, злаков, осок. Все виды являются сапротрофами. Самый обычный представитель этого рода — *L. bicolor* — растет на гниющих стеблях малины. В июне и июле прошлогодние отмершие стебли малины густо покрыты его бокальчатыми снежно-белыми апотециями с ярко-оранжевым гимением. Почти всегда рядом с ними растет и другой вид этого рода — *L. clandestinum*. У него апотеции коричневые и снаружи покрыты как бы серым налетом. Такой вид придают апотециям накопления кристаллов оксалата кальция на верхушках волосков. Так, гиалосцифовые грибы (как и другие гелоциевые грибы) на определенных субстратах образуют сообщества из нескольких видов.

Род Лахнеллула (Lachnellula)

В этом роде около 20 видов. Эти грибы произрастают на хвойных деревьях. Все они имеют весьма одинаковый облик: апотеции средней величины (диаметром 1—3 мм) с ярко-оранжевым гимением, снаружи снежно-белые. Лишь четыре вида имеют коричневую наружную сторону и покрыты коричневыми же волосками. Некоторые виды этого рода паразитируют на живых стволах и ветках хвойных деревьев и вызывают их заболевание.

Наиболее известный и важный среди паразитных видов рода лахнеллулы — гриб *Lachnellula willkommii*, вызывающий рак ствола лиственницы. Он поражает чаще всего молодые лиственницы (в возрасте 10—25 лет). Распространяется гриб исключительно аскоспорами, которые, попадая на маленькие раны (вследствие мороза, с помощью насекомых и т. п.), прорастают и заражают живые ткани дерева. В результате жизнедеятельности гриба погибает камбий, за чем следует развитие рака на стволе. На краях ракового образования появляются апотеции гриба. Их оранжевый гимений вполне открыт лишь во влажную погоду. В сухую погоду края апотеции загибаются и апотеций как будто закрывается.

Таким образом обеспечивается выбрасывание спор при наиболее оптимальных для прорастания условиях погоды. Это явление связано с высокой гигроскопичностью апотециев и свойственно всем гиалосцифовым грибам, а также многим другим представителям порядка гелоциевых.

При сильном заражении дерева не только появляется рак на стволе, но и засыхают ветви в результате того, что гриб убивает камбий.

L. willkommii широко распространен по всей Европе и причиняет много вреда в северных районах, где патогенное действие гриба комбини-

руется с повреждениями от мороза, и эти два фактора усиливают друг друга.

На сосне рак вызывает гриб *L. pinii*, имеющий коричневые апотеции с оранжевым гимением. В отличие от *L. willkommii* этот вид не так широко распространен. Он встречается отдельными очагами в Северной Европе, Карелии, на юге Средней Сибири и на Дальнем Востоке.

Из сапрофитных видов рода *лахнеллула* (*Lachnellula*) очень часто встречается гриб *L. suesica*, который можно обнаружить на сухих веточках всех хвойных пород. Он растет и на юге, и на самом далеком севере: его можно найти даже на сухих веточках одиноких лиственниц в лесотундре. Очень типичен и *L. calyciformis*, который поселяется на коре сваленных стволов пихты.

Род Трихопезиза (Trichopeziza)

Представители этого рода отличаются сидячими, нередко ярко окрашенными апотециями.

В отличие от представителей предыдущих родов трихопезиза имеет волоски с гладкими стенками. Встречаются они обильно на гниющих стеблях травянистых растений. Уже рано весной появляются обросший ярко-желтыми волосками *Trichopeziza leucorphaea* и снежно-белый *T. mollissima*. Они обильны еще в первой половине лета, но затем заменяются видами *T. sulphurea* и *T. adenostylidis*, которые по внешнему облику вполне напоминают свои виды-двойники, но отличаются от них микроскопическим строением. Некоторые виды рода имеют характерно альпийское или аркто-альпийское распространение: они встречаются только в высокогорьях или же в высокогорьях и Арктике. Такие виды имеют более интенсивную пигментацию, что защищает их от интенсивного солнечного излучения высокогорья и в условиях длинного полярного дня. На северной границе леса и в высокогорье Тянь-Шаня нередко встречается *T. elegantula*, который имеет апотеции с тускло-красным гимением и темно-лилово-бурой наружной стороной.

СЕМЕЙСТВО ЛЕОТИЕВЫЕ (LEOTIACEAE)

Это самое обширное и разнообразное семейство порядка. Его представители принадлежат к различным жизненным формам. Здесь можно найти грибы с нежными гигроскопическими апотециями, и с плодовыми телами типа шляпочных грибов, и крупные студенистые апотеции, которые представляют резервуары воды.

Общая черта всего семейства — анатомическое строение апотециев: между субгимением и внешней корой имеется хорошо развитый слой мякоти из рыхло переплетенных гиф, а внешняя кора состоит из более или менее призматических клеток. Конидиальная стадия известна у немногих видов. У некоторых видов конидиальное спороно-

шение непосредственно предшествует развитию апотециев или же конидиальные стромы встречаются рядом с апотециями. Большинство видов — сапротрофы на отмерших частях растений, но встречаются и паразиты.

Наиболее типичными представителями семейства леопиевых можно считать обширные роды *гименосцифус* (*Hymenoscyphus*) и *циатикула* (*Cyathicula*). Грибы обоих родов имеют светлоокрашенные апотеции на длинных ножках, некоторые из них встречаются в массовом количестве.

Среди этих грибов упомянутый выше *Hymenoscyphus caudatus* разлагает опавшие листья. Также обильно встречается на отмерших стеблях очень многих травянистых растений *Cyathicula cyathoidea*. Его бокальчатые апотеции на длинных тонких ножках густо покрывают прошлогодние стебли зонтичных, крапивы, таволги с весны до конца лета. Время спороношения *C. cyathoidea* совпадает со временем спороношения травоядных гилосцифовых грибов. Они вместе характеризуют весенне-летний аспект обитающих на травах грибов. Их спороношение приходит к концу во второй половине лета, и их место занимает осенний аспект, который характеризуется массовым развитием гименосцифусов — *Hymenoscyphus scutula*, *H. herbarum* и других видов этого рода.

Поселяющиеся на деревьях гименосцифусы, например *H. salicellum*, *H. calyculus*, принадлежат даже к позднеосеннему аспекту. Их апотеции растут на опавших ветках различных лиственных пород от сентября до ноября, практически до выпадения снега. Температура до -10°C не повреждает их плодовых тел. Часто бросаются в глаза

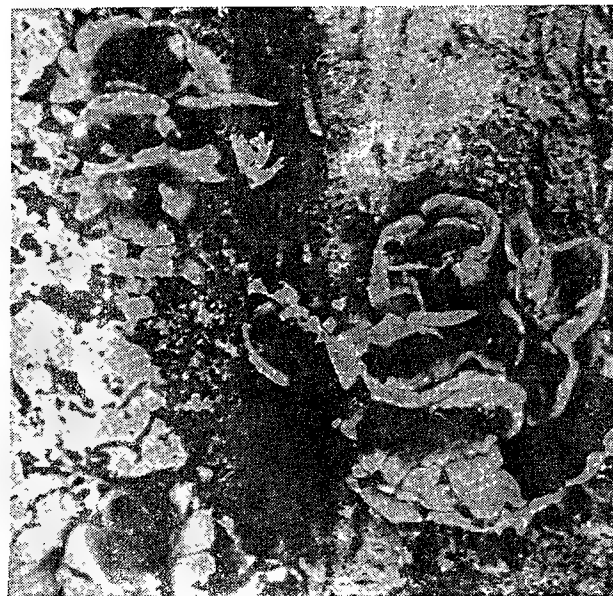


Рис. 108. Энцелия фасцикулярис (*Encoelia fascicularis*).

маленькие ярко-желтые чашечки, которые тесными группами растут на сваленных стволах. Это *биспорелла* (*Bisporella citrina*, табл. 14) — один из самых обыкновенных представителей семейства в смешанных лесах средней полосы СССР.

В этом же семействе встречается целая группа представителей со студенистыми плодовыми телами. Самый характерный среди них гриб — *булгария* (*Bulgaria inquinans*). Он имеет сравнительно крупные, диаметром до 3 см, черные апотеции, которые группами вырастают из-под коры опавших стволов дуба или (реже) других лиственных пород. Снаружи они покрыты складчатой кожистой корой, под которой скрывается студенистая, очень богатая водой мякоть. Апотеций *B. inquinans* представляет таким образом как бы резервуар воды, который необходим для его жизнедеятельности и споруляции. И действительно, оторванные от субстрата апотеции продолжают еще сравнительно долго выбрасывать черные аскоспоры, которые покрывают все вокруг гриба, как налетом саж.

Нередко встречается на гниющих пнях и другой гриб со студенистыми апотециями — *аскокорине саркоидная* (*Ascoscorine sarcoides*, табл. 14). Его апотеции мясисто-красные или фиолетовые. Перед их развитием на том же месте растет конидиальное плодоношение этого гриба. Конидиальные стромы лопатчатые, студенистые, такой же окраски, как и апотеции. Конидии развиваются на коротких бесцветных конидиеносцах, которые покрывают верхнюю часть стромы слизистой оболочкой. Переносятся они водой (дождем и росой).

Немногие представители этого семейства принадлежат к шляпочным грибам. Их апотеции имеют хорошо развитую ножку и булавовидную шляпку, приросшую нижним краем к ножке. Самый крупный среди таких шляпочных гелопиевых грибов — *митрула палудоза* (*Mitruula paludosa*). Плодовые тела этого гриба бывают высотой до 3 см, имеют снежно-белую ножку и ярко-оранжевую шляпку. *M. paludosa* отличается ярко выраженной гидрофильностью и растет на опавших в воду гниющих листьях. В средней полосе СССР он относится к весенним грибам, так как оптимум развития его плодовых тел находится при невысокой температуре. В южных районах страны его можно найти в высокогорьях в течение всего лета. Там *M. paludosa* растет в узких тенистых каньонах маленьких высокогорных ручейков прямо в воде или там, где почва регулярно опрыскивается водой с температурой $8-12^{\circ}\text{C}$ (рис. 106).

Сравнительно обособленную позицию в семействе занимают представители подсемейства *энцелиоидовых* (*Encoelioideae*). Их плодовые тела растут тесными группами и прорываются пучками через кору субстрата. Отдельные апотеции сравнительно крупные, диаметром в среднем около

1 см. Снаружи они покрыты характерным мучнистым налетом. Сюда относят один из самых ранних грибов — *энцелию фасцикулярис* (*Encoelia fascicularis*), апотеции которого прорываются пучками через кору опавших стволов осины (рис. 108). Группы коричневых апотециев контрастно выступают на светло-серой коре осины. На ольхе растет близкий к предыдущему вид *E. furfuracea*. В странах Западной Европы, где климат более мягкий, оба вида относятся к зимним грибам: там сезон их спороношения продолжается от декабря до мая, когда стоит благоприятная для этих грибов прохладная и влажная погода.

СЕМЕЙСТВО ДЕРМАТЕАЦЕВЫЕ (DERMATEACEAE)

К этому семейству принадлежат те гелопиевые грибы, в апотециях которых отсутствуют дифференцированные мякоть и кора. Их апотеции построены главным образом из мясистой ткани, которая состоит из округлых клеток с бурными тонкими стенками, и, как правило, не имеют ножки. Многие представители имеют очень маленькие и незаметные апотеции. Несовершенная стадия встречается чаще, чем в других семействах гелопиевых грибов. Среди представителей дерматеацевых грибов встречаются сапротрофные и паразитические виды.

Типичным сапротрофным представителем этого семейства служит гриб из рода *моллизия* (*Mollisia cinerea*). Его апотеции сидячие, дисковидные, маленькие, диаметром до 3 мм, но хорошо заметные, потому что растут скученно и их светло-серые диски отчетливо выступают на темной поверхности мертвой коры или древесины. *M. cinerea* появляется уже весной, и его можно найти до поздней осени. Очень похожи на грибы рода *моллизия* представители рода *тапезия* (*Tapesia*). Однако они отличаются тем, что их апотеции образуются на хорошо развитом субикулуме из темно-бурых или черных гиф.

Грибы родов *псевдопезица* (*Pseudopeziza*) и *лептотрохила* (*Leptotrochila*) ведут паразитический образ жизни. Они растут на живых листьях различных цветковых растений, вызывая пятнистость листьев. На листьях люцерны растет *Leptotrochila medicaginis*. Он вызывает коричневые пятна на листьях люцерны. По краям пятна расположены группы конидиеносцев, на которых образуются булавовидные конидии. Маленькие (в среднем диаметром 0,5 мм) черные апотеции развиваются в центрах пятен. Оптимальная температура для роста этого гриба 20°C . Он обладает и некоторыми ксерофильными чертами: оптимальной влажностью воздуха для освобождения спор из сумок является 98%. Освобождение спор происходит так же, как и у других дискомицетов: они выбрасываются из сумок силой осмотического давления, что должно быть не меньше

5,7 атм. Такое давление дает спорам начальную скорость $32,4\text{ м/с}$ и выбрасывает их на расстояние до 40 мм от апотеция. Необходимым условием для споруляции является максимальный тургор апотеция.

В отличие от многих других дискомицетов *L. medicaginis* спорулирует по очень строгому ритму. Освобождение спор происходит каждый день от 6 до 10 ч, причем в один день выбрасывается около 2000 спор. Половина из этой ежедневной нормы может выбрасываться всего за 10 мин. Один апотеций продолжает спорулироваться 8—14 дней и может при этом продуцировать до 30 000 спор.

ПОРЯДОК ФАЦИДИЕВЫЕ (PHACIDIALES)

Этот порядок сумчатых грибов объединяет несколько сотен видов, большинство из которых развивается на растительном опаде, засохших ветках и листьях древесных растений, кустарников и кустарничков, а также на травянистых и высших споровых растениях. Некоторые грибы поражают зеленые органы растений, а также луб коры и являются причиной их отмирания, что часто приводит к массовой гибели молодых растений в питомниках, культурах и в лесу.

Грибы этого порядка относятся к группе дискомицетов, но их плодовые тела — апотеции — сильно отличаются от типичных форм, имеющих дисковидную или блюдцевидную форму. Фацидиевые занимают как бы промежуточное положение между пиреномицетами и типичными дискомицетами.

Плодовые тела фацидиевых грибов долгое время имеют вид замкнутого вместилища, отличающегося от плодовых тел пиреномицетов (перитециев) тем, что гимений их состоит из палисадно расположенных сумок и парафиз, отходящих от плоского основания плодового тела. Они округлые или линейные, при созревании раскрываются путем щелевидного или лопастеобразного разрыва верхней части оболочки.

Апотеции обычно погружены в субстрат и образуются у разных родов этих грибов различно: одиночно, скученно или в поверхностных частях склероциальной стромы и к моменту созревания всегда широко раскрыты.

Сумки, образующиеся в апотециях, цилиндрические или булабовидные. Они содержат бесцветные споры, одноклеточные или с поперечными перегородками.

В зависимости от взаимосвязи гриба с растением, образующей верхнюю часть оболочки апотеция, и расположенных над ним тканей растения (эпидерма, перидерма) порядок фацидиевых разделяют на два семейства. У представителей собственно *фацидиевых* (*Phacidiales*) оболочка апотеция сростается с вышерасположенными тканями эпидермы или перидермы растения. Таковы грибы родов

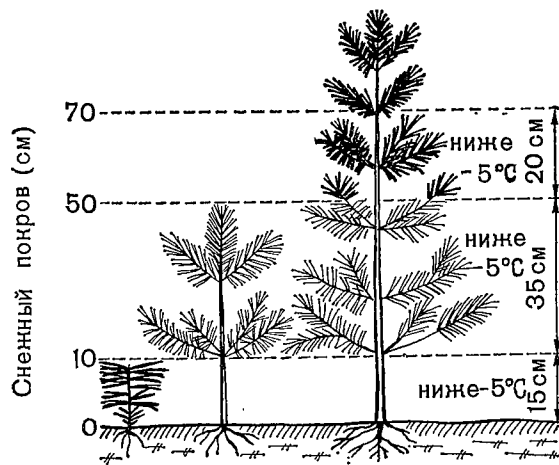


Рис. 109. Характер поражения сосенок болезнью снежное шютте в зависимости от нахождения в толще снежного покрова.

ритисма (*Rhytisma*), *фацидиум* (*Phacidium*), *сфероцеция* (*Sphaeropezia*), *коккомицес* (*Coccomyces*), *криптомицес* (*Cryptomyces*). В семействе *псевдофацидиевых* (*Pseudophacidiaceae*) оболочка апотеция не срастается с вышерасположенными тканями субстрата. Таковы грибы родов *клитрис* (*Clitris*), *коккофацидиум* (*Coccorhacidium*), *псевдографиум* (*Pseudographium*).

Большинство грибов первого семейства — паразиты или полупаразиты. Они служат возбудителями различных болезней растений. Представители второго семейства — преимущественно полусапротрофы.

Наиболее распространенными и важными с хозяйственной точки зрения являются следующие виды *фацидиевых* грибов.

Гриб *Phacidium infestans* вызывает широко распространенную болезнь сеянцев сосны в питомниках, культурах, создаваемых на лесных площадях, а также болезнь молодняков сосны, известную среди лесоводов под названием *фацидиоза* или *снежного шютте* (табл. 15, рис. 109). Эта болезнь в сильной степени препятствует лесовозобновлению, особенно в сухих лишайниковых и вересковых борах. Кроме сосны, гриб изредка поражает также кедр и ель. Гибель от снежного шютте однолетних сеянцев сосны часто превышает 60%. Очень часто сосновые вырубki в лишайниковых борах не возобновляются и долгие годы не зарастают молодым лесом вследствие массового поражения болезнью всходов сосны в этих условиях. Пораженная грибом хвоя вначале имеет рыжеватый цвет, затем принимает пепельно-серую окраску. Весной, после таяния снега, на хвое можно заметить образующиеся плодовые тела гриба, вначале имеющие вид темных точек, равномерно распределенных по поверхности хвои. Апотеции при созревании имеют

вид темных бугорков диаметром 1—2 мм. Находящиеся в плодовых телах сумки со спорами открываются во влажную погоду, когда идет дождь или мокрый снег. Распространение спор, а следовательно, и заражение растения может происходить в разное время года при благоприятных метеорологических условиях.

Установлено, что гриб поражает живую хвою только в специфических условиях, когда она находится под снегом в той части снежного покрова, где температура выше -5°C . Поэтому при массовом распространении гриба гибнут все сосенки, находящиеся зимой полностью в толще снежного покрова, где температура выше -5°C . У деревьев, имеющих высоту, превышающую этот уровень снежного покрова, поражаются лишь ветви, находящиеся под снегом, верхняя часть кроны остается здоровой (табл. 15, рис. 109). В связи с этим болезнь чаще возникает в местностях, где за зиму накапливается мощный снеговой покров, высотой более 50 см. Она широко распространена в Финляндии, Швеции, Норвегии, на севере и северо-западе европейской части СССР, в Сибири и в горных районах стран Западной Европы, Канаде и США, где зимой образуется мощный снеговой покров.

Другой распространенный и весьма своеобразный гриб из этого порядка — *Rhytisma acerinum* — возбудитель болезни листьев клена остролистного и некоторых других видов клена, известной под названием *черной пятнистости*. Первые признаки болезни появляются обычно в июле — августе и состоят в том, что на листьях молодых кленов образуются бледно-желтые пятна с неясными очертаниями. Позднее на этих пятнах возникают склероциальные утолщенные стромы, которые имеют вид плотных пятен дегтярно-черного цвета, придающих пораженным растениям своеобразный декоративный вид (табл. 15). При значительном количестве пятен на листьях деревьев больные листья слабо ассимилируют, преждевременно засыхают и опадают. На пятнах опавших листьев к весне следующего года образуются апотеции гриба удлиненной или неправильной формы, щелевидно раскрывающиеся, с отворачивающимися краями. Сумки булабовидные с нитевидными спорами, несколько утолщенными на одном конце и заостренными на другом, прямые или слабоизогнутые. Распространение спор и заражение ими молодых кленов происходит в конце весны.

Гриб широко распространен в парках и широколиственных лесах, особенно часто встречается в насаждениях, где опавшие листья не убираются.

На ивовых плантациях (где разводят иву для получения гибких, эластичных прутьев, из которых изготавливают легкую и прочную плетеную мебель) большой ущерб приносит гриб *Cryptomyces maximus*, развивающийся в тканях побегов ивы. Там он образует многочисленные апотеции, вы-



Таблица 16. Пецицевые грибы:

1 — сморчок (*Morchella*); 2 — пецица фиолетовая (*Peziza violacea*); 3 — дисцина щитовидная (*Discina ancilis*); 4 — саркосцифа ярко-красная (*Sarcoscypha coccinea*).

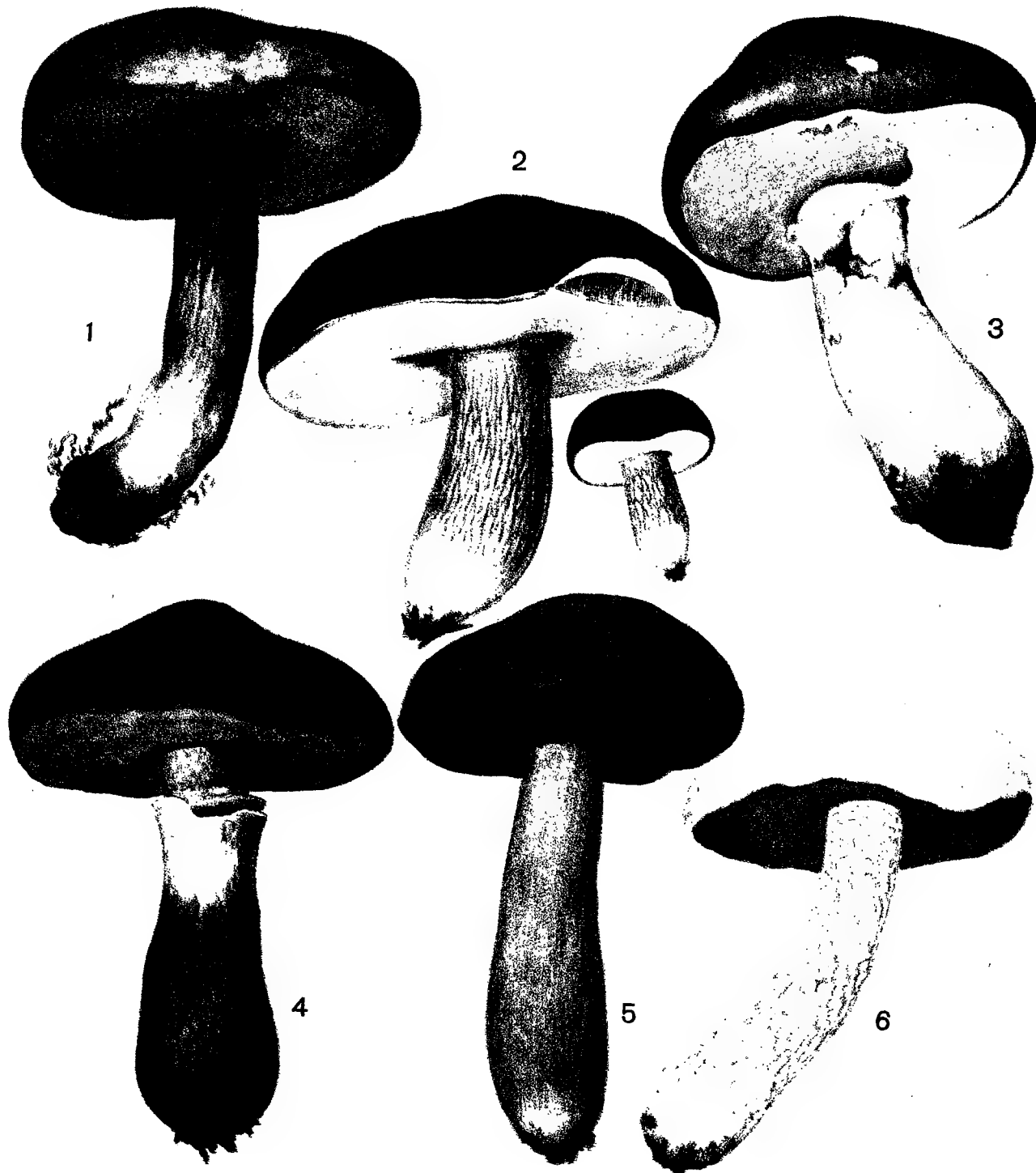


Таблица 23. Болетовые грибы:

1 — моховик зеленый (*Xerocomus subtomentosus*); 2 — польский гриб (*X. badius*); 3 — масленок желтый (*Suillus luteus*); 4 — масленок лиственничный (*S. grevillei*); 5 — масленок желто-бурый (*S. variegatus*); 6 — масленок белый (*S. placidus*).

ступающие плотным корковидным наплывом серовато-черного цвета через разрывы почерневшей перидермы коры. Корочки достигают значительных размеров — длиной до 10 см и шириной 1,5 см (рис. 110). При созревании апотециев обнаруживаются участки гимениального слоя желтовато-бурого цвета. Сумки цилиндрически-булавовидные, очень длинные, содержащие по 8 крупных бесцветных спор овальной формы. Пораженные прутья ивы ломаются, часто засыхают и становятся непригодными для производства.

Из других фацидиевых грибов следует упомянуть об очень распространенных в наших лесах *Clithris quercina* и *Cossorhacidium pini*. Гриб *Clithris quercina* приурочен к дубовым насаждениям, ползающим полосам и посадкам дуба. Он поражает преимущественно концы ветвей и верхинки молодых дубков, вызывая их омертвление (некроз). При этом кора пораженных ветвей и стволиков приобретает вначале красновато-бурую, затем (после их отмирания) белесую окраску, благодаря которой больные ветви резко выделяются на фоне зеленой кроны дерева и хорошо заметны даже издали.

В древесине отмерших ветвей образуется белая периферическая гниль. На посветлевших, отмерших веточках летом образуются мелкие (диаметром 0,5 мм) пикниды гриба, выделяющие цилиндрические или слабосогнутые конидии.

К осени на этих же местах можно наблюдать образование темных изогнутых линий, как бы просвечивающих сквозь кору. Затем кора в этих местах припухает, и на месте темных линий образуются струповидные пустулы, расположенные поперек ветви или под углом к ее оси. Это апотеции гриба. При созревании во влажную погоду они раскрываются широкой щелью и обнажают зеленовато-желтый гимениальный слой, состоящий из булавовидных сумок и парафиз — нитевидных бесцветных гиф между ними (рис. 110). Апотеции обычно образуются на второй год после заболевания ветвей; споры нитевидные, созревают они в первую половину лета, когда и происходит заражение веточек дуба. Гриб встречается повсеместно, где произрастает дуб, но наибольший ущерб он приносит в засушливых условиях, например в ползающих полосах, разводимых в степях для защиты урожая колосовых культур.

Гриб *Cossorhacidium pini* — обычный обитатель сосновых лесов, где он развивается вначале на ветвях растущих деревьев сосны, а затем на опавших ветвях. Этот гриб ведет полупаразитический образ жизни, способствуя засыханию толстых ветвей сосны. На пораженных ветвях летом образуются апотеции гриба, имеющие вид рассеянных по ветви бугорков, расположенных под перидермой и приподнимающих ее. При созревании апотециев перидерма разрывается лопастями и обнажается булавовидный гимениальный слой апотеция, состоящий из булавовидных сумок

с длинными ножками и булавовидно утолщенных буроватых парафиз с поперечными перегородками в верхней части. Споры извитые, расширяющиеся в верхней части, с многочисленными поперечными перегородками и обычно лежащие в сумке в виде плотного пучка, как бы перевитые друг с другом (рис. 111).

Кроме древесных растений, некоторые фацидиевые грибы развиваются на травянистых и высших споровых растениях, как, например, гриб *Cryptomyces pteridis*, поражающий живые вайи (листья) папоротника (*Pteridium aquilinum*), на нижней поверхности которых между жилками образуются черные матовые апотеции гриба линейной формы, часто сливающиеся под углом друг к другу. Гриб встречается на папоротнике повсеместно (рис. 111).

За последние годы большое практическое значение как возбудители болезней растений получили некоторые грибы рода *коккомицес* (*Cossomycetes*). Большинство из них появляется на мертвом растительном субстрате — опавших листьях, ветвях и т. п. Таков, например, гриб *Cossomycetes coronatus*, развивающийся на опавших прошлогодних листьях березы, осины, дуба, на которых он образует хорошо заметные черные блестящие апотеции диаметром 1—3 мм, раскрывающиеся лопастями посредством образования радиальных трещин.

Особенно большое значение как вредитель растений имеет гриб *Cossomycetes hiemalis*. За сравнительно короткий период этот гриб получил

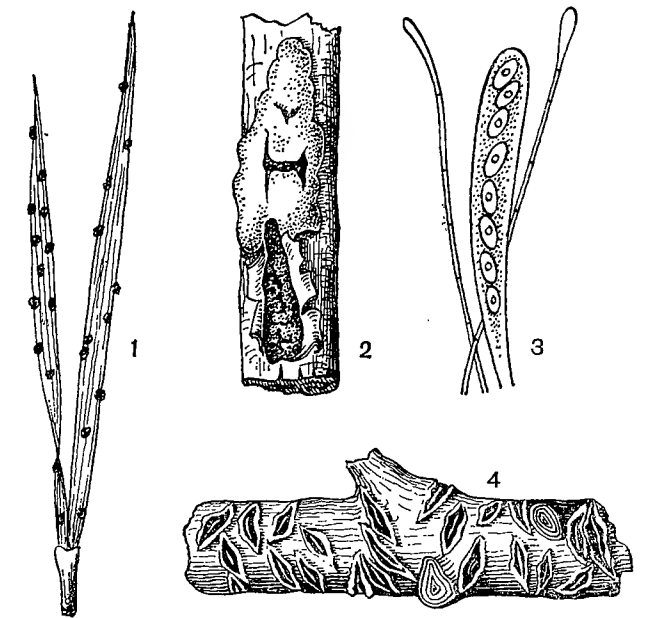


Рис. 110. Фацидиевые:

1 — пораженная хвоя с апотециями гриба *Phacidium infestans*; 2 — пораженный побег ивы с апотециями; 3 — сумка и парафизы; клитрис дубовый (*Clithris quercina*); 4 — апотеции на ветке дуба.

широкое распространение в Северной Америке и Европе, а также в Восточной Австралии и Юго-Восточной Азии. Он поражает вишню, черешню и реже некоторые другие косточковые породы (абрикос, слива), вызывая болезнь коккомикоз, резко снижающий урожай плодов вишни и черешни и ухудшающий их качество.

Первые признаки болезни проявляются весной в виде розоватого налета на нижней поверхности молодых листьев. Это конидиальное спороношение гриба известно как несовершенный гриб *Cylindrogosporium hiemale*. Вскоре на пораженных болезнью листьях образуются мелкие красновато-бурые округлые пятна, затем (в июле — августе) листья приобретают желтовато-оранжевый цвет и опадают. Оголенные ветви и побеги недостаточно одревесневают и часто подмерзают зимой. Кроме листьев, болезнью поражаются верхушечные молодые побеги и зеленые плоды.

На пораженных листьях образуются апотеции гриба — возбудителя болезни, глубоко погруженные в ткань листа. Они очень мелкие, диаметром 0,25 мм, яйцевидной или шарообразной формы, черного или темно-бурого цвета и содержат длинные булавовидные сумки с тонкими бесцветными продолговатыми спорами, одноклеточными или с 1—3 перегородками. Кроме аскоспор, в апотециях образуются конидии. Они также нитевидные, с 1—2 поперечными перегородками.

Развитию болезни способствует сырая теплая погода, в связи с чем она имеет широкое распространение в зоне, ограниченной 30 и 60° северной широты.

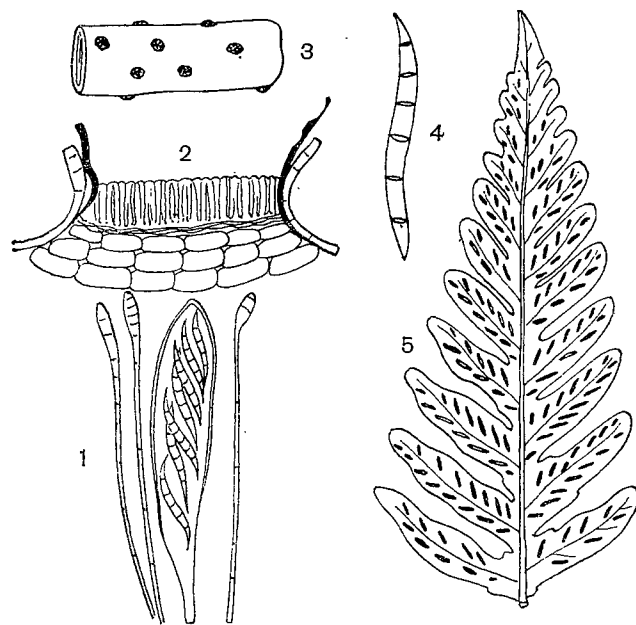


Рис. 111. Фацидиевые.

Коккофацидиум сосновый (*Coccophacidiium pini*): 1 — сумка и парафизы; 2 — разрез апотеция; 3 — пораженная ветвь с апотециями; 4 — аскоспора. Криптомицес папоротниковый (*Cryptomyces pteridis*) — 5.

В условиях СССР коккомикозом могут поражаться черешня и вишня, причем особенно сильно такие сорта черешни, как Русалка, Никитская ранняя, Романка, Одесская черная, Денисена желтая, а из вишни — Плодородная Мичурина, Английская ранняя, Тамбовчанка, Половка, Захаровская, Полжир.

Относительной устойчивостью к коккомикозу обладают сорта вишни: Анадольская, Испанка поздняя, Владимирская, Розовая, Ленинградская скороспелка — и сорта черешни: Багратион, Дрогана желтая, Золотая, Наполеон, Рекордная, Янтарная и некоторые другие.

Для предупреждения заражения вишни и черешни коккомикозом в садах рекомендуются следующие мероприятия: ранневесеннее опрыскивание 3%-ным раствором нитрофена крон деревьев черешни и вишни еще до цветения и опрыскивание 1%-ной бордоской жидкостью в период распускания листьев. Далее делать 2—3 повторных опрыскивания с промежутком в 3 недели между ними, с таким расчетом, чтобы последнее опрыскивание было выполнено за один месяц до сбора плодов. Для опрыскивания можно применять и другие фунгициды, например 0,5%-ную суспензию цинеба или 0,6%-ную суспензию фталана. Для уничтожения источников инфекции следует производить сбор и уничтожение опавших листьев.

Важное значение имеют виды грибов из рода *лофодермиум* (*Lophodermium*), прежде всего гриб *L. pinastri*, являющийся возбудителем широко распространенной в лесных питомниках болезни шютте (рис. 112). Основными симптомами ее являются побурение и опадение хвои у сосен в питомниках и в лесу. Болезнь особенно опасна для молодых сосенок до пятилетнего возраста, так как пораженные деревья очень часто погибают. Поражается и хвоя на нижних ветвях взрослых деревьев сосны, но это не оказывает ощутимого вредного влияния на деревья. Заражение хвои спорами гриба у сеянцев и саженцев в питомниках, а также у подростка в лесу происходит в течение всего вегетационного периода, однако массовое заражение наблюдается в конце лета или осенью, когда происходит созревание и выбрасывание большого количества спор.

На зараженной хвое вначале появляются отдельные коричневые пятнышки, окруженные желтой каймой, затем хвоя желтеет или принимает бурый цвет, что наблюдается чаще всего весной, когда молодые деревья выходят из-под снега (табл. 15). В течение лета на пожелтевшей хвое образуются апотеции гриба, имеющие вид черных блестящих подушечек длиной до 2 мм и шириной до 1 мм, раскрывающиеся при созревании широкой продольной щелью и отделенные друг от друга черточками (рис. 112). В зрелых апотециях образуется слой булавовидных сумок, разделенных нитевидными парафизами и содержащих длинные нитевидные споры.

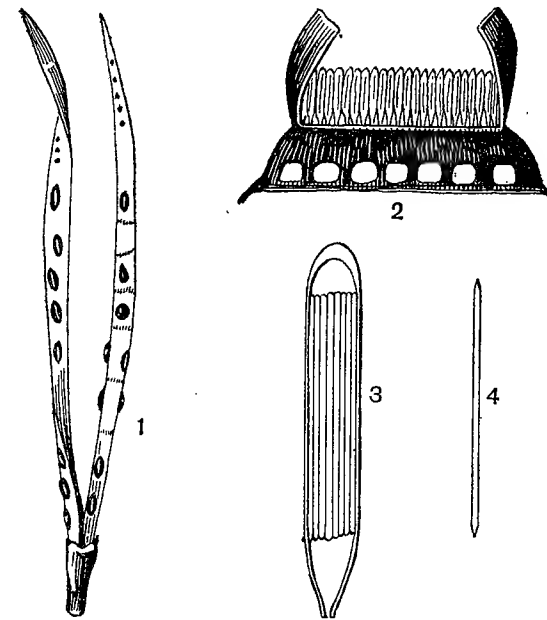


Рис. 112. Лофодермиум сосновый (*Lophodermium pinastri*): 1 — пораженная хвоя с апотециями; 2 — апотеций в разрезе; 3 — сумка; 4 — аскоспора.

Скорость и характер болезни различны. Они зависят от условий роста растений, местоположения питомника и других факторов среды. Например, сильные ветры способствуют заражению сосенок, так как вызывают у них понижение тургора тканей. Загущенные посевы и посадки, а также сильное развитие травянистого покрова вокруг деревьев, являющиеся причиной застоя воздуха, также благоприятны для развития гриба. Накопец, присутствие на территории питомника или культур отдельных сосен либо близость соснового леса тоже способствует заражению молодых сосенок, так как споры гриба и зараженные хвоинки могут переноситься ветром на расстояние до 250 м.

Учитывая особенности развития гриба, для защиты сосновых питомников и культур от вызываемой им болезни рекомендуются следующие мероприятия: не допускать произрастания вблизи питомника даже отдельных деревьев сосны; своевременно производить удаление сорных трав; удалять и сжигать пораженную болезнью хвою. Для предупреждения болезни здоровые сосенки опрыскивать фунгицидами.

Гриб *L. pinastri* вызывает пожелтение и засыхание хвои не только у обыкновенной сосны, но и у сибирской кедровой сосны. От болезни страдают также и другие хвойные породы. Однако у них она вызывается грибами других видов из рода *Lophodermium*: например, у можжевельника — грибом *L. juniperinum*, у ели — *L. macrosporum*, у пихты — *L. perysequium*.

Но не только древесные породы поражают грибы этого рода. От них страдают и лесные кустар-

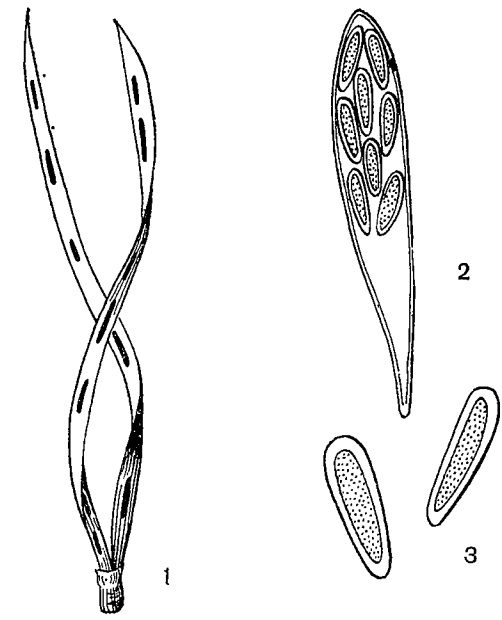


Рис. 113. Гиподермелла бороздчатая (*Hypodermella sulcigena*): 1 — хвоя сосен с апотециями гриба; 2 — сумка; 3 — аскоспоры.

нички. Например, засыхание листьев клюквы вызывает гриб *L. oxycocci*, листьев брусники — гриб *L. melaleucum*, листьев голубики — *L. maculare*.

В сырые годы, когда летом часто льют дожди и воздух почти все время влажен, широкое распространение в молодых сосновых лесах получает гриб *Hypodermella sulcigena*. При этом он обычно поражает сосновые насаждения в возрасте 10—30 лет. Характер поражения хвои сосны весьма своеобразный: обычно желтеет верхняя половина хвоинки или из двух хвоинок — одна, вследствие чего крона пораженных деревьев приобретает своеобразный пестрый вид, так как зеленые хвоинки в ней перемежаются с пожелтевшими (табл. 15). На пожелтевшей хвое в конце лета образуются апотеции гриба в виде нескольких удлиненных кожистых подушечек черного цвета, расположенных на нижней стороне хвои (рис. 113). Апотеции при созревании раскрываются продольной щелью, сквозь которую выступают цилиндрические сумки, содержащие крупные бесцветные споры булавовидной формы. Для предупреждения появления и широкого распространения болезни рекомендуется производить осветление сосновых молодняков с доведением их полноты до 0,7.

Довольно широкое распространение в природе имеют виды рода *гиподерма* (*Hypoderma*). Эти грибы развиваются на хвое, листьях и ветвях кустарниковых, древесных и травянистых растений. Они образуют на пораженных органах растений апотеции удлиненно-овальной формы длиной 1—4 мм, раскрывающиеся продольной щелью.

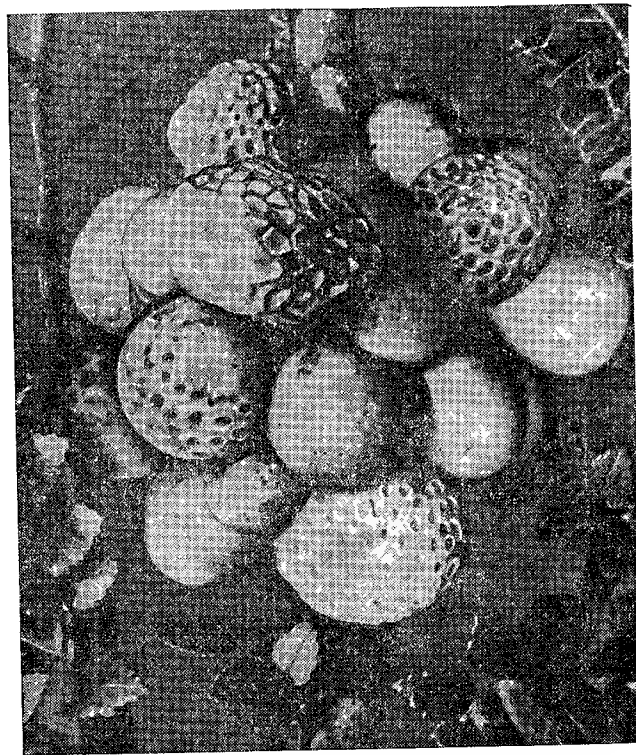


Рис. 114. Циттария Дарвина (*Cyttaria darwinii*).
Стромы с апотециями.

Hypoderma rubi развивается на побегах малины, на которых он образует многочисленные апотеции в виде черных овальных подушечек, раскрывающихся продольной щелью. Внутри апотеция слой сумок эллипсоидальной формы, разделенных нитевидными парафизами. Споры удлинено-овальные с одной поперечной перегородкой.

Гриб *H. brachysporum* поражает хвою веймUTOвой сосны, которая приобретает бурый цвет и осыпается. В отличие от *Lophodermium pinastri*, от гриба *H. brachysporum* часто страдают деревья 40—50-летнего возраста. На пораженной побуревшей хвое гриб образует мелкие (диаметром до 1 мм) эллипсоидальные апотеции, раскрывающиеся широкой щелью и содержащие цилиндрические сумки с тонкими продолговатыми спорами, покрытыми студенистой оболочкой: они одноклеточные или с одной поперечной перегородкой.

При обнаружении вызываемой грибом болезни в садах и парках следует производить сбор и сжигание пораженной хвои веймUTOвой сосны.

От описанных грибов весьма сильно отличаются своими плодовыми телами и строением спор грибы рода *гистерографиум* (*Hysteroglyphium*). Из них весьма распространены и способны вызвать усыхание поросли некоторых древесных пород грибы *H. fraxini* и *H. elongatum*.

Первый из них часто поражает пневую поросль

ясени обыкновенного, которая при этом усыхает. Этим гриб причиняет известный вред степным полезащитным посадкам. На засохших растениях образуются апотеции, выступающие из прорванной перидермы. Они имеют эллипсоидальную форму с гладкой черной поверхностью и глубокой продольной щелью, расположенной вдоль плодового тела. Внешне апотеции несколько напоминают мелкие кофейные зерна. Летом в апотециях образуются крупные булавовидные сумки, покрытые сверху бурой грибницей и содержащие споры медово-бурого цвета с несколькими поперечными и продольными перегородками. Этот гриб встречается на ясене и прутьях ивы.

На последней древесной породе распространен гриб *H. elongatum*. Он отличается от первого более крупными апотециями, длиной до 4 мм и спорами, имеющими лишь одну продольную перегородку и перетяжку посередине.

ПОРЯДОК ЦИТТАРИЕВЫЕ (CYTTARIALES)

Маленький порядок циттариевых объединяет дискомицеты, апотеции которых погружены в студенистые или мясистые строны. Обычно считают, что сумки у представителей этой группы иноперкулятные, как у фацидиевых и гелоциевых (с. 175), но у одного из них на сумках обнаружена крышечка, как у саркосцифовых грибов (семейство *Sarcoscyphaceae*) из порядка пецицевых (с. 182).

К этому порядку относится род *циттария* (*Cyttaria*) с семью видами, встречающимися на деревьях из рода *нотофагус* (*Nothofagus*) в южном полушарии. В северном полушарии виды этого рода отсутствуют.

Род циттария был описан М. Беркли по экземплярам, собранным Ч. Дарвином во время экспедиции на корабле «Бигль» в 1835 г. на Огненной Земле и в Чили. Ч. Дарвин первый обратил внимание на эти интересные грибы, в массе встречающиеся в лесах Южной Америки, и описал их в своем «Путешествии натуралиста вокруг света». Он отмечал, что зрелые строны гриба, во множестве растущие на деревьях на Огненной Земле, местные жители собирают и едят сырыми. Эти строны имеют сладковатый вкус, а по запаху напоминают шампиньоны.

Мицелий циттарий, развиваясь в тканях ветвей или стволов, вызывает их разрастание и образование одревесневших опухолей размером от нескольких миллиметров до 30 см, в зависимости от их возраста и размеров пораженных ветвей. Мицелий гриба многолетний и зимует в тканях опухолей.

В течение лета (с конца ноября до февраля) на опухолях развиваются многочисленные строны гриба, образующие плотные группы. Процесс его плодоношения совпадает с периодом активного роста хозяина. Исключение составляет только оби-

тающая на Тихоокеанском побережье Южной Америки от Чили до Огненной Земли *циттария Дарвина* (*C. darwinii*), строны которой образуются почти весь год. Количество стром на одной опухоли зависит от размера последней (рис. 114). Так, на опухолях размером около 1 см образуется до 15 стром, а на более крупных — 25 стром и больше. Молодые строны гриба имеют мягкую и упругую консистенцию, гладкие, желтоватые или бледно-оранжевые, а иногда коричневатожелтые. У некоторых видов циттарий на них образуются маленькие черные пикниды, расположенные в массе у основания стромы (*C. darwinii*) или разбросанные по ее поверхности (*C. hartiotti*). Функции мелких спор, образующихся в этих пикнидах, пока не установлены. Возможно, они представляют сперматидии и участвуют в половом процессе.

В зрелости строны циттарий становятся более жесткими и после раскрытия апотециев приобретают ярко-оранжевую окраску. Она обусловлена присутствием в гифах субгимения пигмента из группы каротиноидов. Апотеции грибов из этого рода развиваются в ткани стромы и представляют сначала шаровидные полости в ней, в зрелости они более или менее широко раскрываются (рис. 114). У большинства циттарий в стромах образуется много апотециев, лишь у одного из южноамериканских видов — *циттария Гукера* (*C. hookeri*) — их число в стромах не превышает 4—6.

Циттарии распространены во всем ареале рода *нотофагус*, охватывающем Южную Америку от районов Чили под 33° ю. ш. до мыса Горн, Новую Зеландию, Тасманию и некоторые районы Австралии. Более многочисленны и широко распространены виды этого рода в Южной Америке. Они встречаются здесь как на листопадных, так и на вечнозеленых представителях рода, однако особенно обильны в зоне листопадных лесов. Наиболее распространены виды — *циттария Дарвина* и *циттария Гукера* — можно встретить в лесах от морского побережья до верхней границы лесов в горах. В восточном полушарии распространен преимущественно один вид этого рода — *циттария Ганна* (*C. gunnii*). В некоторых районах ареала он развивается очень обильно. Так, в старых лесах Тасмании и Новой Зеландии он встречается в таких количествах, что опавшие на почву после выбрасывания аскоспор строны этого гриба иногда образуют на ней слой толщиной до 10 см (*Н. Уайт*).

Распространение циттарий на *нотофагусах* в Южной Америке и Авст-

ралии, Тасмании и Новой Зеландии — один из многочисленных примеров близкой биологической связи этих районов земного шара, обусловленной, вероятно, прямым контактом континентов в далеком прошлом. Циттариевые, по-видимому, представляют остатки древней группы дискомицетов, сохранившиеся в ареале одного из ее многочисленных хозяев.

ПОРЯДОК ПЕЦИЦЕВЫЕ (PEZIZALES)

Для пецицевых грибов характерны оперкулятные сумки, открывающиеся на вершине крышечкой (рис. 115). Плодовые тела пецицевых — апотеции типичного строения, от очень мелких, диаметром не более 1 мм, до крупных — около 10 см. Исключение составляет самый крупный из известных аскомицетов — южноамериканский *геониксис какабус* (*Georhxis casabus*), имеющий огромные апотеции на ножке, высотой до 1 м и диаметром 50 см. Реже образуются гелвеллоидные и моршеллоидные апотеции, несущие гимений на лопастной или складчатой шляпке, расположенной на стерильной ножке. Такие апотеции бывают высотой 10—12 см, а иногда и более. Апотеции пецицевых имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию. Их окраска разнообразна, от яркой оранжевой или красной у одних представителей порядка до коричневой или черной у других. У некоторых грибов яркая окраска обусловлена присутствием каротиноидных пигментов, у других они отсутствуют.

В гимении пецицевых всегда присутствуют парафизы. Обычно они равны по длине сумкам, но у некоторых выступают за пределы гимения. Концы парафизов часто расширены и окрашены, а иногда ветвятся. Сумки некоторых пецицевых при созревании удлиняются и выступают над гимением (семейство *Ascombolaceae*).

Аскоспоры одноклеточные, обычно шаровидные или эллипсоидальные, гладкие или скульптурированные. У представителей многих родов аскоспоры коричневые или пурпурные.

Большинство пецицевых известно только в сумчатой стадии, хотя у некоторых его представителей в цикле развития присутствуют конидиальные спороношения.

Пецицевые, как правило, сапротрофы, лишь немногие из них могут паразитировать на растениях. Среди представителей этого порядка есть гумусовые и подстилочные сапротрофы, ксилотрофы. Широко представлены среди пецицевых также

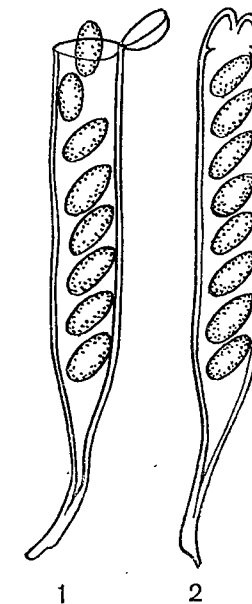


Рис. 115. Вскрытие сумок у дискомицетов:
1 — крышечкой (оперкулятные) — пецицевые; 2 — щелью (иноперкулятные) — гелоциевые.

карбофилы и копротрофы. Для развития пецицевых обычно благоприятна повышенная влажность, поэтому многие из них развиваются весной, реже осенью.

СЕМЕЙСТВО САРКОСЦИФОВЫЕ (SARCOSCYPHACEAE)

Семейство саркосцифовых объединяет небольшую группу грибов с толстостенными субперкулятными сумками. Такие сумки имеют утолщенное апикальное кольцо, которое прикрыто пробкой или подвижно закрепленной крышечкой. Его отверстие часто располагается косо. Апотеции саркосцифовых обычно крупные, ярко окрашенные вследствие присутствия каротиноидов в гимении (парафизах), а часто и в эксципуле. Все сумки созревают одновременно (например, у *Microstoma*) или поочередно (у *Sarcoscypha*, *Pithia*).

Представители этого семейства преобладают в тропиках, но некоторые из них встречаются и в умеренной зоне. Саркосцифовые обитают обычно на древесине или лиственном и хвойном опаде на разных стадиях его разложения, реже как гумусные сапротрофы.

У грибов рода *саркосцифа* (*Sarcoscypha*) апотеции обычно довольно крупные, диаметром 1—3 см, мясистые, чашевидные или бокаловидные. Их гимений ярко-красный, снаружи их окраска беловатая или розовая. Сумки в апотеции созревают в разное время. Виды этого рода распространены в тропиках, субтропиках и умеренной зоне. Это ксилотрофы, часто развивающиеся на погруженной в почву древесине.

В широколиственных и смешанных лесах на лежащих на почве веточках лиственных деревьев

встречается *саркосцифа ярко-красная* (*S. coccinea*). Ее развитие происходит обычно ранней весной, а в более южных районах — в декабре — феврале. Апотеции этого гриба диаметром до 3—5 см расположены одиночно или небольшими группами. Гимений ярко-красного цвета, а снаружи апотеции беловатые и шерстистые. Ножка апотеция длиной до 1—3 см и обычно погружена в почву (табл. 16). Этот вид широко распространен в обоих полушариях: он известен в Европе, Африке, некоторых районах Азии, в Австралии, а также в Северной и Центральной Америке. Он встречается преимущественно в более теплых районах, однако в европейской части СССР заходит на север до Ленинградской области.

Другой вид этого рода — *саркосцифа западная* (*S. occidentalis*) — встречается только в западном полушарии: на востоке и Среднем Западе США, в Центральной Америке и районе Карибского моря. Этот гриб отличается также сезонностью развития: его апотеции развиваются во второй половине лета, с июля по август.

Представители близкого к саркосцифе рода *пития* (*Pithia*) относятся к немногим пецицевым, способным паразитировать на ослабленных растениях. Одиночные или скученные апотеции грибов из этого рода развиваются на хвое и ветвях хвойных: так, *пития кипарисовая* (*P. cupressi*) — на листьях и ветвях кипариса и других растений семейства кипарисовых (рис. 116); *пития обыкновенная* (*P. vulgaris*) — на сосне и ели. Их размеры обычно невелики, диаметром около 0,5—0,7 мм, гимений апотециев желтый или оранжевый.

В лиственных и смешанных лесах на гниющей древесине в почве весной нередко появляются бокаловидные апотеции *микростомы вытянутой* (*Microstoma protracta*). Первоначально их диск полностью закрыт, при созревании края апотеция разворачиваются и открывают огненно-красный гимений (рис. 116). Зрелые апотеции этого гриба обычно разрываются на лопасти и выглядят как яркие огненные цветы. Апотеции развиваются по одному или несколько из черных склероциев. Вид встречается как в европейской части СССР, так и на Урале и в Сибири.

Апотеции *микростомы вытянутой* имеют форму узких глубоких бокальчиков. Эффективное выбрасывание аскоспор из них осуществляется благодаря фототропизму сумок. Э. Буллер отмечал, что при расположении сумок этого гриба под прямым углом к поверхности гимения большая часть аскоспор будет потеряна — она осядет на противоположной стороне апотеция. Под действием фототропических реакций крышечка сумки слегка смещается в освещенную сторону, а этого вполне достаточно для освобождения из апотеция всех аскоспор. У *микростомы вытянутой* аскоспоры созревают одновременно во всех сумках и выбрасываются одним залпом.

СЕМЕЙСТВО САРКОСОМОВЫЕ (SARCOSOMATACEAE)

К этому семейству относятся пецицевые с крупными темноокрашенными апотециями, содержащими меланиновые пигменты. Каротиноиды у них встречаются редко и только в парафизах. Строение сумок такое же, как у предыдущего семейства.

Обычный представитель саркосомовых в наших хвойных лесах (особенно в ельниках) — *псевдоплектанция черноватая* (*Pseudoplectania nigrella*), развивающаяся на лесной подстилке среди мхов. Ее крупные сидячие апотеции имеют типичную блюдцевидную форму, снаружи они войлочные. Ткани апотеции и его диск черные. На почве апотеции располагаются обычно группами.

Весной в хвойных и смешанных лесах встречается *саркосома шаровидная* (*Sarcosoma globosum*). Ее апотеции шаровидной формы, темно-коричневые, диск черный, блестящий. Внутри апотеций студенистый, он содержит много воды. Гифы мягко погружены в желатинообразную массу. Апотеции этого гриба часто почти полностью скрыты во мхе, и наружу выступает только их верхняя часть (табл. 16). Они достигают высоты 6—12 см и диаметра 3—6 см, но часто значительно крупнее. В последние годы в Европе наблюдается тенденция к сокращению численности этого вида.

В апреле-мае в лесах на погребенной в почве гниющей древесине развиваются крупные бокаловидные апотеции *урнулы бокаловидной* (*Urnula craterium*). Сначала их форма шаровидная, затем апотеции раскрываются, достигая в диаметре 3—8 см. Апотеции у этого вида имеют черный диск, снаружи коричневые или серо-черноватые, на ножке длиной до 5 см. Этот гриб широко распространен в Северной Америке, в Европе встречается редко.

СЕМЕЙСТВО СМОРЧКОВЫЕ, ИЛИ МОРШЕЛЛОВЫЕ (MORCHELLACEAE)

К этому семейству относятся пецицевые с крупными, варьирующими по форме апотециями, часто в виде шляпки на ножке. Их окраска преимущественно коричневых тонов, каротиноиды отсутствуют. Аскоспоры у сморчковых эллипсоидальные, гладкие, неокрашенные, в зрелом виде без капель масла. Однако во время развития на их полюсах скапливаются многочисленные наружные капли. Число ядер в зрелых спорах сильно варьирует, но обычно очень велико (20—60).

У грибов рода *сморчок* (*Morchella*) апотеции крупные, высотой не менее 6—10 см, мясистые, четко разграничены на ножку и шляпку. Шляпка правильных очертаний — яйцевидная, коническая, с сетью складок, как продольных, так и поперечных, часто косых. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их

ребра складок остаются стерильными. Край шляпки сростается с ножкой, внутри она полая.

Все сморчки — весенние грибы, развивающиеся в лесах, парках, садах. Все представители этого рода съедобны.

Развитию апотециев сморчков предшествует половой процесс. У представителей этого рода нет аскогенов и антеридиев, а происходит с о м а т о г а м и я — слияние клеток обычных вегетативных гиф.

Как и у микростомы вытянутой, сумки сморчков фототропичны. Это очень важно для освобождения аскоспор у сморчков. Их сумки расположены в небольших ячейках. Если учесть, что аскоспоры отбрасываются на расстояние более 1 см, становится ясно, что при постоянной ориентировке сумок сморчков перпендикулярно к поверхности гимения из ячеек смогут выростить споры только те сумки, которые расположены на их дне. Из всех остальных сумок споры будут попадать на противоположную сторону ячейки.

Фототропический изгиб вершины сумок позволяет избежать потерю большого числа аскоспор.

В противоположность большинству крупных дискомицетов с тактиосенситивным типом выбрасывания спор сморчки, а также представители семейства *лопастниковых* (*Helvellaceae*) обладают радиосенситивным типом освобождения спор. У них не наблюдается «взрыва», когда в гимении сразу много сумок выстреливают споры.

Выбрасывание аскоспор у сморчков происходит постепенно и регулируется интенсивностью радиации.

Наиболее распространены два вида сморчков — *сморчок съедобный* (*Morchella esculenta*) и *сморчок конический* (*M. conica*, табл. 17).

У сморчка съедобного шляпка яйцевидная или яйцевидно-округлая, высотой 3—6 см, 3—5 см диаметром. Окраска шляпки от желто-бурой до бурой. Ячейки шляпки округлые. Ножка толщиной 1,5—2 см и длиной 3—7 см, буроватая, полая, бороздчатая. Этот гриб обильно развивается весной, с середины апреля до июня, особенно после теплых дождей. Обычно он встречается в лесах на более или менее плодородной почве под лиственными деревьями, чаще в травянистых, хорошо защищенных местах: под кустами, вдоль канав, на лужайках в парках и садах.

Сморчок съедобный распространен во всей умеренной зоне северного полушария, а также в Австралии.

Сморчок конический встречается с начала или середины апреля на прогретой земле в смешанных или хвойных лесах, на опушках и полянах, часто на песчаной почве. В Тянь-Шане этот гриб распространен до верхней кромки ельников, на высоту 2600 м над уровнем моря.

Шляпка у сморчка конического удлиненно-коническая, полая, приросшая по краю к ножке, желто-бурая или более темная, коричнево-черно-

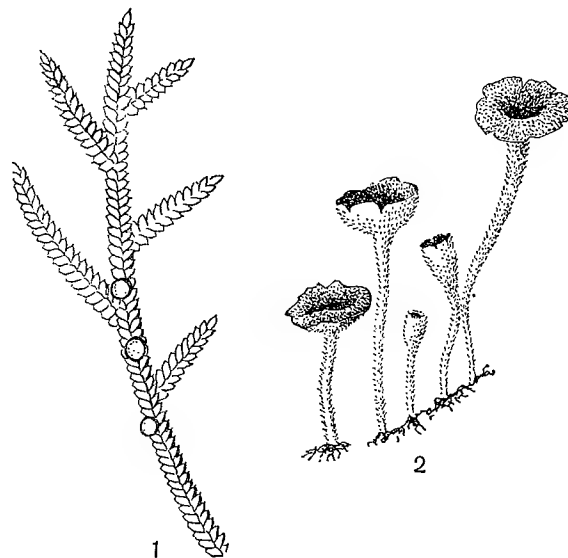


Рис. 116. Саркосцифовые:
1 — *пития кипарисовая* (*Pithia cupressi*); 2 — *микростома вытянутая* (*Microstoma protracta*).

бурая, иногда она бывает серовато-черная. Ее поверхность ребристо-ячеистая, с вытянутыми правильными прямоугольными ячейками. Шляпка диаметром 3—7 см. Ножка цилиндрическая, полая, бороздчатая, светло-желтоватая или буроватая (табл. 17).

Значительно реже, чем два предыдущих вида, встречается *сморчок высокий* (*M. elata*) с более крупными апотециями (высотой до 25—30 см), чем у сморчка конического. Шляпка оливково-коричневая, коническая, с ячейками, ограниченными резко выделяющимися ребрами складок. Ножка на вершине по диаметру почти равна шляпке, беловатая или охряная, зернистая. Апотеции этого гриба развиваются в апреле — июне, обычно в небольшом количестве, на травянистых местах, по опушкам леса, в хвойных лесах. Чаше встречается в горах.

Все три вида сморчков часто поселяются на кострищах. Кроме кострищ, сморчки (особенно сморчок конический) в больших количествах развиваются на местах лесных пожаров. В Швейцарии, например, после большого лесного пожара в 1943 г. на пожарище распространился в огромных количествах сморчок конический. Сморчки, в отличие от некоторых других групп пецицевых, не являются облигатными карбофилами (или антракобионтами, как их иногда называют). Они способны развиваться и на почве с нормальной микрофлорой. Однако частичная стерилизация почвы и обогащение ее зольными элементами стимулируют массовое развитие сморчков.

Все сморчки съедобны, хотя наиболее вкусными считают сморчки конический и съедобный. Особенно ценно то, что они появляются весной, когда

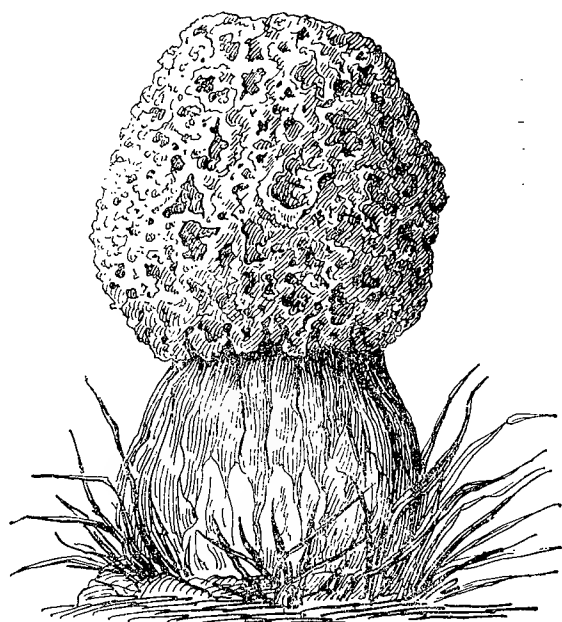


Рис. 117. Степной сморчок (*Morchella steppicola*).

нет других грибов. Вопрос о ядовитости сморчков остается спорным. Р. Дж. Бенедикт, например, указывает, что гиромитрин — токсин, характерный для строчков, в сморчках не обнаружен. Другие авторы подходят к этому более осторожно. Во многих руководствах для грибников их называют «условно съедобными грибами» и рекомендуют ошпаривать или кипятить их перед приготовлением, обязательно сливая при этом воду.

Уже давно делались попытки вырастить плодовые тела сморчков в культуре. Эти грибы — настоящие сапротрофы, поэтому теоретически такая культура возможна. Было разработано несколько способов выращивания сморчков.

По немецкому способу на подходящее место в лесу или саду высевают кусочки сморчков и засыпали их золой. Осенью посев прикрывали опавшими листьями или слоем соломы, которые весной убирали.

Французский способ разведения сморчков был основан на наблюдениях, что во Франции в садах сморчки обильно развиваются в тех местах, где остались неубранные гниющие яблоки. Сморчки выращивали на грядках с артишоками. По грядке разбрасывали кусочки грибов, осенью ее рыхлили, и закрывали слоем яблочных выжимок, а на зиму прикрывали листьями. Весной покрытие снимали, а уже через 2 недели появлялись первые сморчки.

В культуре на питательных средах мицелий сморчков хорошо растет, но не образует апотециев. Хорошо изучены условия его развития, однако данные по физиологии плодоношения у этой группы грибов отсутствуют. В Национальном музее естественной истории во Франции ставили эксперименты по получению апотециев сморчка в культуре. Чистую культуру гриба выделяли из тканей плодового тела или аскоспор. Затем ее высеивали в открытый грунт и горшки в теплице в почву, смешанную с яблочным компостом. Во втором случае развивались, однако, лишь мелкие немногочисленные апотеции.

Посев культуры в открытый грунт дал лучшие результаты. Сморчки хорошо росли на грядках.

Этими опытами была доказана возможность выращивать сморчки в культуре, однако для этого нужна разработка способов их промышленного получения, и в первую очередь селекция штаммов сморчков на урожайность.

Сморчок степной (*M. steppicola*) очень редко встречается в европейской части СССР и в Средней Азии в полынных степях (рис. 117). Шляпка у этого гриба шаровидная, серовато-коричневого цвета; образуется она на очень короткой белой плотной ножке. Его апотеции достигают в высоту до 25 см и массы до 2 кг (Б. П. Васильков).

Второй род сморчковых — *шапочка*, или *верпи* (*Verpa*). У него колокольчатые наперстковидные

шляпки со свободными краями. Снаружи шляпка морщинистая, складки извилистые, расположены пертикально (табл. 17). Ножка длинная, цилиндрическая, желтоватая или буроватая.

Сморчковая шапочка (*V. bohemica*) встречается в лиственных лесах, особенно осиновых, местами очень обильно. Шляпка у этого гриба диаметром 3—5 см, бурая, изредка желтовато-бурая. Ножка цилиндрическая, беловатая, длинная. В сумках по две аскоспоры.

СЕМЕЙСТВО ЛОПАСТНИКОВЫЕ, ИЛИ ГЕЛЬВЕЛЛОВЫЕ (HELVELLACEAE)

Семейство гелльвелловых включает пецицевые грибы с апотециями, расчлененными на ножку и шляпку различной формы (лопастной, неправильно складчатой и т. д.). Реже апотеции дисконидные или слегка выпуклые. Аскоспоры гладкие или скульптурированные, эллипсоидные или веретеновидные. В них всегда присутствуют 1—3 крупных капли жира. Число ядер в аскоспорах строго фиксировано и равно 4. Большинство представителей этого семейства обитает на почве, некоторые развиваются на древесине.

У грибов рода *лопастник*, или *гелльелла* (*Helvella*) апотеции крупные, часто высотой 6—10 см, нередко больше, с двухлопастной (седловидной) или трехлопастной шляпкой, всегда с гладкой поверхностью, со свободным краем. Ножка цилиндрическая, гладкая или опушенная, бороздчатая и полая.

Представители этого рода обитают на почве, реже на древесине. Их можно встретить в лиственных или хвойных лесах, по обочинам дорог. Многие из них довольно строго приурочены к тем или иным видам деревьев, однако образование ими микоризы пока не доказано.

Большинство видов рода распространено в умеренной зоне северного полушария. Они хорошо представлены в Европе, Азии и Северной Америке. В южном полушарии его распространение почти неизвестно. Многие виды были обнаружены в субтропиках и в Арктике, в тропиках грибов этого рода нет.

Сроки плодоношения у лопастника иные, чем у сморчковых. У многих его представителей апотеции развиваются в конце лета или осенью, хотя другие являются типичными весенними грибами.

Апотеции гелльеллы закладываются как пучок ветвящихся гиф. Морфологически дифференцированных гаметангиев нет. Затем образуется маленький клубок гиф, в дальнейшем дифференцирующийся на шляпку и ножку. Зачаток апотеция в этот момент не превышает длиной 1 мм.

С мая по ноябрь на земле, часто среди травяного покрова развиваются апотеции *гелльеллы имчатой* (*H. lacunosa*). Они состоят из двух- или трехлопастной шляпки с толстым свободным кра-

ем и серой или черно-серой поверхностью, несущей гимений. Внутри шляпка серовато-белая. Ножка апотеция книзу расширяется, имеет сильно складчатую или бороздчатую поверхность и как бы состоит из ряда параллельных тяжей, серая, позднее темнеющая. Обычно апотеции бывают высотой около 7—10 см, шляпка диаметром 2—5 см (табл. 17). Этот гриб встречается, как правило, в лиственных, реже хвойных лесах у дорог, а также на местах старых костров. Иногда его можно найти на гниющих пнях. Наиболее распространен в Европе. Этот гриб считают съедобным, но не имеющим значения.

Другой вид этого рода — *гелльелла курчавая* (*H. crispa*) — развивается в конце лета и осенью в лиственных лесах, часто среди травы. Его апотеции сильно варьируют по форме и размерам. Шляпка 2—4-лопастная, ее края свободны и выглядят гофрированными или курчавыми, откуда и происходит название вида. Наружная поверхность ее светло-желтая. Ножка апотеция прямая или изогнутая, с продольными складками и бороздками, к основанию часто вздутая, белая. Северная граница распространения этого вида — 60—62°. Неизвестно, связано это с климатическими условиями или с тем, что эта широта — граница распространения многих лиственных деревьев.

Для рода *строчок*, или *гиромитра* (*Gyromitra*) характерны крупные апотеции неправильных очертаний. Шляпка неправильно яйцевидная или бесформенная, с беспорядочной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. Ножка толстая, неправильной формы, часто бороздчатая, белая или светлая. Грибы этого рода — сапротрофы на почве, они обильно развиваются весной.

Наиболее распространенный вид этого рода — *строчок обыкновенный* (*G. esculenta*, табл. 17), часто в массе развивающийся весной на почве в лесах, преимущественно сосновых. Иногда развивается до осени. Этот гриб часто встречается на вырубках, у дорог.

Строчок обыкновенный считают условно съедобным грибом. При его употреблении в пищу рекомендуется прокипятить собранные грибы, а воду слить. Однако именно с этим грибом связаны случаи отравления, заканчивающиеся смертью. Уже более 80 лет причиной отравления строчками считали содержащуюся в их апотециях гелльвелловую кислоту. С этими представлениями связаны рекомендации отваривать строчки или обдавать их кипятком перед приготовлением, поскольку гелльвелловая кислота экстрагируется из грибов горячей водой. Однако недавно П. Х. Листом и П. Люфтом (1967) было выяснено, что гелльвелловой кислоты не существует: в старых работах за нее принимали смесь органических кислот. В апотециях строчков был обнаружен другой токсин — гиромитрин. Он не удаляется из них даже длительным кипячением. Содержание

токсина в строчках колеблется, по-видимому, в зависимости от условий развития или штамма гриба. Так, в ФРГ в строчках был обнаружен гиомитрин в количестве 1676 мг на 1 кг свежих плодовых тел. В других странах строчки употребляют в пищу без каких-либо последствий.

Гиомитрин обнаружен сейчас в строчке обыкновенном и строчке гигантском (*G. gigas*), а также в апотециях некоторых гелвелл. У сморчков гиомитрин не обнаружен. По характеру воздействия на организм гиомитрин напоминает токсин бледной поганки.

Крупные апотеции гиомитры инфула (*Gyromitra infula*, рис. 118) развиваются осенью на сильно разрушенной древесине и влажных остатках костров. После лесных пожаров этот вид часто заселяет обугленные остатки деревьев. Оптимальным для его развития является субстрат, содержащий древесные остатки и уголь. На кострах он образует более крупные и многочисленные апотеции, чем на других субстратах. Апотеции этого гриба высотой 20—25 см. Их шляпки 2—4-лопастные, в отличие от других видов края лопастей сростаются. Шляпка имеет каштаново-бурую окраску. Ножка цилиндрическая, беловатая, полая, у основания толщиной до 4—4,5 см.

Род *ризина* (*Rhizina*) представлен только одним видом — *ризиной волнистой* (*R. undulata*). Он поселяется на почве в сосновых лесах, часто около старых кострищ в конце лета и осенью. Его апотеции напоминают мясистые корочки размером до 10 см, сначала они плоские, распростертые, затем выпуклые, каштаново-бурые, часто с беловато-желтым краем. Поверхность их волнистая или бугристая. С нижней стороны апотеции желтоватые или буроватые с многочисленными желтоватыми корневидными ризоидами.

Способность ризины волнистой паразитировать на корнях хвойных была известна в Европе еще в конце прошлого века, но до сих пор она еще полностью не исследована. Гриб может поражать саженцы и деревья в возрасте 20—50 лет многих хвойных, например сосны, лиственницы. Корни лиственных деревьев этим грибом не поражаются.

Гриб развивается как паразит на корнях преимущественно после разжигания костров или сжигания древесных остатков, на местах лесных пожаров. Прогревание почвы под действием огня стимулирует развитие ризины волнистой. Аскоспоры паразита выбрасываются из апотециев в июле — сентябре и вымываются дождем в почву. При лесных пожарах и у костров многие из них погибают. Однако в зоне с температурой 38—45 °C аскоспоры подвергаются тепловому шоку и активно прора-

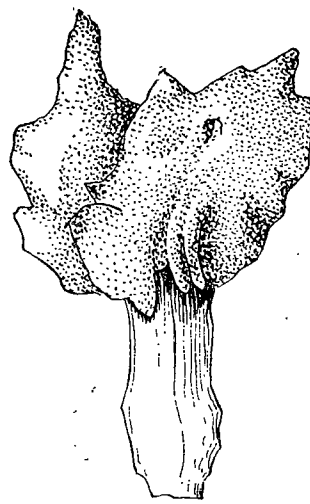


Рис. 118. Гиомитра инфула (*Gyromitra infula*).

стают. Развивающийся мицелий заселяет корни живых деревьев до развития конкурентной микрофлоры. Здесь играет роль и частичная стерилизация почвы огнем. В дальнейшем инфекция может передаваться от дерева к дереву, вызывая их заболевание и гибель. В хвойных лесах развитие болезни наблюдается преимущественно вокруг старых кострищ. Сильно поражаются саженцы (их гибель иногда доходит до 100%). После лесных пожаров ризина волнистая развивается в больших количествах, особенно на песчаной почве и хорошо освещенных местах.

На влажной почве, особенно на солнечных местах в хвойных лесах, в конце апреля и мае большими группами развиваются апотеции *дисцины щитовидной* (*Discina ancilis*, табл. 16). Они сначала закрыты, затем

раскрываются и растут в ширину, приобретая блюдцевидную и наконец плоско распростертую волнистую форму.

СЕМЕЙСТВО ПЕЦИЦЕВЫЕ (PEZIZACEAE)

В семействе пецицевых объединены грибы с апотециями типичного строения (дисковидными или чашевидными) и амилоидными сумками, которые при окрашивании иодом приобретают синий цвет.

Центральный род этого семейства — *пецица* (*Peziza*) — объединяет около 400 видов. Для него характерны блюдцевидные или чашевидные апотеции диаметром 1—5 см, бурого или коричневого цвета, снаружи они гладкие или мучнистые. Представители этого рода встречаются преимущественно в лесах на влажной почве (*P. pustulata*, *P. badia* и др.). Немногие из них лигнофилы, как, например, *пецица фиолетово-черная* (*P. violaceo-nigra*), развивающаяся на гнилой древесине и пнях лиственных деревьев. В этом роде есть также карбофилы и капрофилы.

Весной и летом в лесах, особенно на старых кострищах, нередко можно встретить крупные фиолетово-коричневые апотеции *пецицы фиолетовой* (*P. violacea*, табл. 16). В сукцессиях карбофилов на кострищах она следует за *пиронемой омфалодес* (*Pyronema omphalodes*) и *геопиксисом угольным* (*Georhxis carbonaria*).

Другой распространенный вид этого рода — *пецица коричневая* (*Peziza badia*). Этот гриб встречается с лета до осени на влажной почве в хвойных лесах, вдоль дорог, на опушках. Его крупные каштаново-коричневые апотеции собраны обычно большими группами.

Пецица пузырчатая (*P. vesiculosa*) имеет чашевидные апотеции с изорванными краями и корич-

невым гимением. Снаружи апотеции беловатые и мучнистые. Гриб развивается с весны до сентября в садах, на компосте, навозе, хорошо удобренной влажной почве, часто образуя большие группы. Иногда встречается он также в цветочных горшках.

В теплицах на пропаренной почве иногда поселяется *пецица остракодерма* (*P. ostracoderma*). Она образует при росте на стерильной почве и в культуре конидиальную стадию типа остракодерма (рис. 119).

К этому же семейству относится *саркосфера толстая* (*Sarcosphaera crassa*), распространенная в лесах на известковой почве весной и в начале лета. Она образует первоначально замкнутые апотеции диаметром до 15 см в виде беловатых толстостенных полых шаров. Позднее они выступают частично из почвы и раскрываются несколькими треугольными лопастями (рис. 120). Гимений в зрелости фиолетовый, позднее темнеет. Гриб считают ядовитым.

СЕМЕЙСТВО АСКОБОЛОВЫЕ (ASCOBOLACEAE)

Пецицевые грибы этого семейства образуют мелкие апотеции, обычно не более нескольких миллиметров в диаметре, с хорошо развитым субгимением. Зрелые сумки у представителей этой группы удлиняются и выступают над поверхностью гимения (рис. 121). Аскоспоры бесцветные или окрашенные, часто пурпурные. Большинство видов этой группы — копротрофы.

Аскоболовые хорошо растут в культуре и образуют апотеции на питательных средах, поэтому их широко используют как объекты в генетических и биохимических исследованиях. По этой же причине их цикл развития хорошо изучен.

Большинство представителей семейства аскоболовых — копротрофы. Лишь немногие из них развиваются на почве (*Ascobolus geophilus*), на лесной подстилке (*Sphaerosoma fuscescens*), бумаге, тканях и других субстратах. Копротрофные грибы занимают своеобразную экологическую нишу, часто недоступную для других организмов. Их плодовые тела образуются на навозе, а выброшенные из них споры попадают на траву, которая поедается животными. Таким образом споры копротрофов снова попадают в кишечник животного, а оттуда на навоз. Последний представляет собой субстрат, подвергнутый частичной стерилизации под действием повышенной температуры и гидролитических ферментов в пищеварительном тракте животного. Сохранять жизнеспособность в таких условиях могут только споры немногих видов.

Многие аскоболовые — облигатные эндокопротрофные грибы: их аскоспоры прорастают только после прохождения через пищеварительный тракт животного. Копротрофные грибы имеют, как правило, приспособления, повышающие вероятность попадания их спор на растения. Это

достигается у копротрофов из различных систематических групп тремя основными путями: активным выбрасыванием спор на такие расстояния, что они без участия ветра могут попасть на траву; фототропическими реакциями (под действием света) репродуктивных органов; образовани-

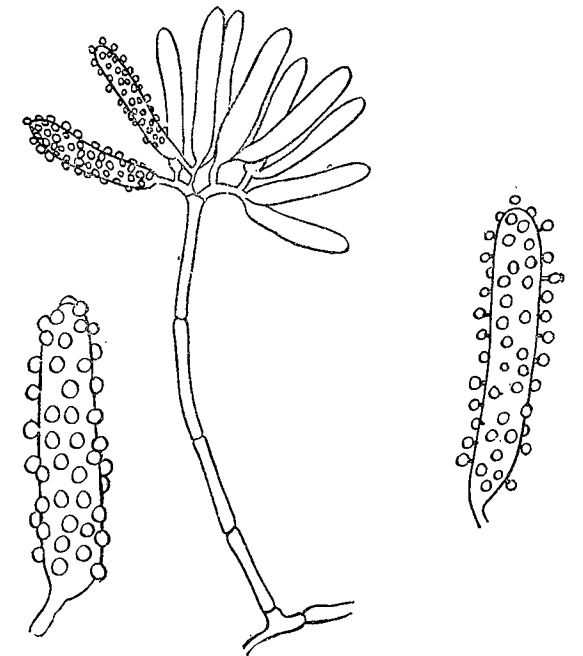


Рис. 119. Остракодерма (*Ostracoderma*). Конидиеносцы с конидиями.

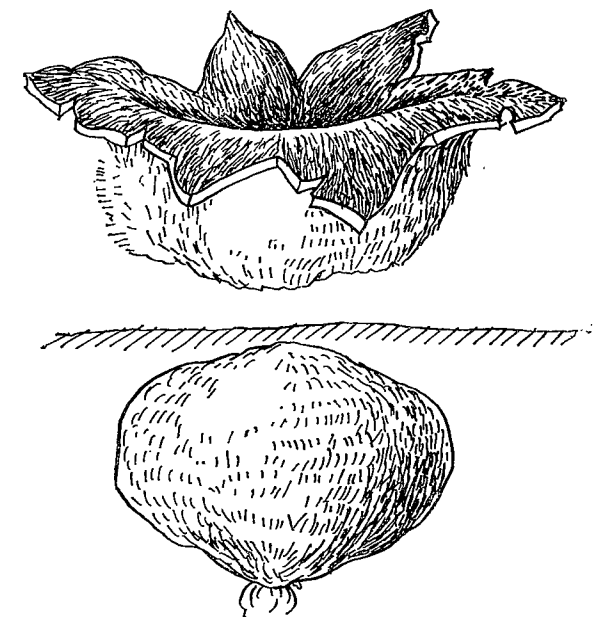


Рис. 120. Саркосфера толстая (*Sarcosphaera crassa*).

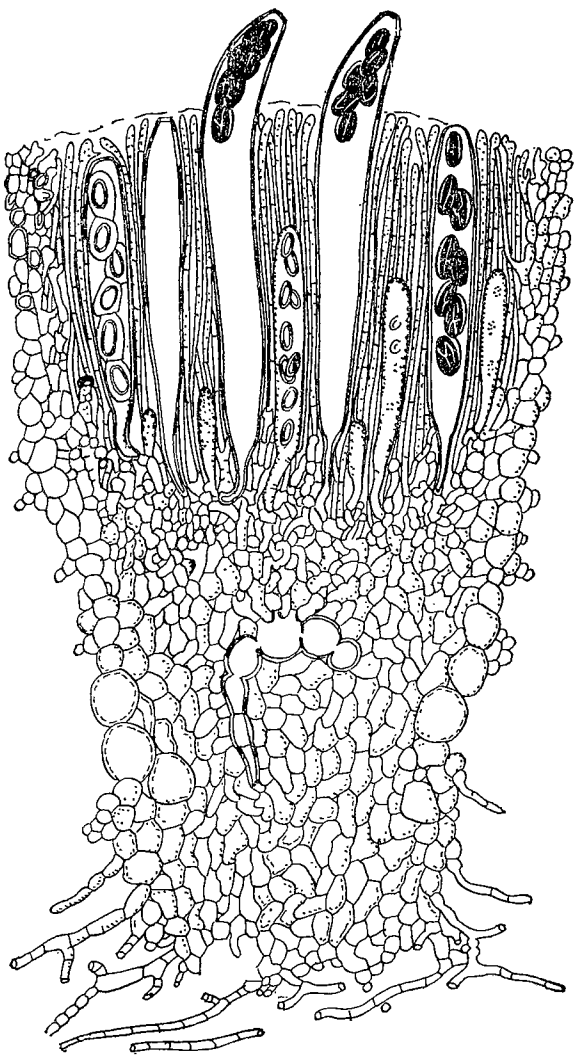


Рис. 121. Аскоболус (Ascobolus).
Разрез апотеция.

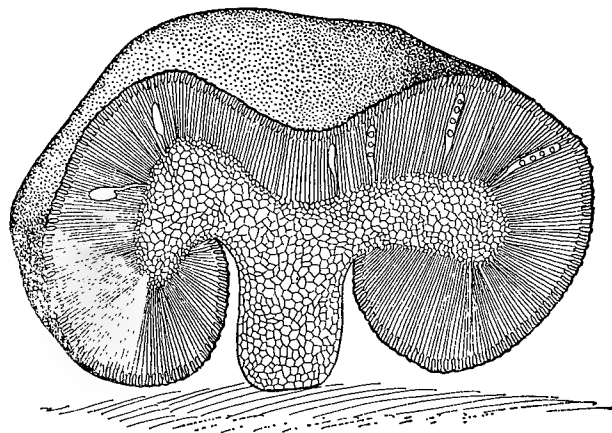


Рис. 122. Сферосома (Sphaerosoma).
Разрез апотеция.

ем на спорах слизистой обертки, при помощи которой они приклеиваются к траве.

У аскоболовых можно наблюдать все эти приспособления, выраженные неодинаково у грибов разных видов. У них обнаружена фототропическая реакция сумок, выбрасывающих аскоспоры в направлении источника света. Аскоспоры аскоболовых выбрасываются обычно на большое расстояние — до 25—60 см. Дальность полета спор достигается за счет их сравнительно крупных размеров. У аскоболуса погруженного (*Ascobolus immersus*), например, размеры аскоспор 50—70 × 25—40 мкм.

Наиболее крупный род рассматриваемого семейства — аскоболус (*Ascobolus*) — объединяет около 50 видов. Большинство из этих грибов — копротрофы. Для аскоболусов характерны небольшие сидячие апотеции, сначала шаровидные или грушевидные, затем раскрывающиеся, мягкие, светлые. Сумки выступают над поверхностью гимения. Аскоспоры у видов этого рода эллипсоидальные, с плотной, продольно исчерченной оболочкой, фиолетовые или винно-красные.

Обычные копрофильные виды из этого рода — аскоболус навозный (*A. stercorarius*) и аскоболус погруженный (*A. immersus*) развиваются на конском навозе. Первый из них образует на навозе группы довольно крупных для этого рода апотециев (диаметром до 5 мм), желтого или желто-коричневого цвета. Когда апотеции созревают, их диски выглядят темными из-за выступающих над гимением вершин сумок с аскоспорами. Апотеций функционирует обычно около 10 суток. Сумки в нем созревают поочередно, по 20—40 в сутки. Аскоспоры выбрасываются из них одновременно, обычно в середине дня.

У развивающегося часто вместе с предыдущим видом аскоболуса погруженного апотеция мельче (диаметром не более 1,5 мм), зеленоватые или желтоватые. Самые крупные апотеции (диаметром до 1,5 см), в этом роде образует аскоболус великолепный (*A. magnificus*).

Для включаемого сейчас в это же семейство рода сферосома (*Sphaerosoma*) характерны хорошо развитые апотеции, на ранних стадиях развития сходные с апотециями других аскоболовых. Позднее их гимениальная сторона сильно разрастается и зрелый апотеций имеет часто вид шара с гимением на поверхности (рис. 122). Представители этого небольшого рода обитают в лесах на опавших листьях. Из-за формы апотеция их часто смешивают с трюфелевыми.

Апотеции аскоболовых могут быть развиты в разной степени. Например, у аскодесмиса чернеющего (*Ascodesmis nigricans*), встречающегося на экскрементах различных животных, апотеции лишены эксципула. Сумки в них располагаются на субгимении (рис. 123). Апотеции этого гриба имеют подушковидную форму, очень мелкие (диаметром 0,2—0,3 мм), беловатые, затем темнеющие.

СЕМЕЙСТВО ТЕЛЕБОЛОВЫЕ (THELEBOLACEAE)

Семейство телеболовых объединяет виды с мелкими сидячими апотециями, иногда напоминающими клейстотеции (например, у некоторых *Thelebolus*, *Trichobolus*). Эксципул апотециев состоит из одного или нескольких слоев клеток, но часто редуцирован. Сумки яйцевидные или булавовидные, неамилоидные, т. е. не окрашиваются иодом и образуются в апотециях по одной, по несколько или помногу. В сумках содержится от восьми до нескольких тысяч аскоспор, неокрашенных или светлоокрашенных, обычно гладких. Аскоспоры часто окружены слизистой оберткой и соединены вместе.

Большинство грибов из этого семейства, как и аскоболовые, — копротрофы, в связи с чем имеют много общих с ними адаптаций к условиям обитания, в частности к активному выбрасыванию аскоспор на большие расстояния. Аскоспоры телеболовых часто склеиваются слизью в группы и выбрасываются как единое целое. Так, у грибов из рода саккоболус (*Saccobolus*) вместе выбрасываются 8 аскоспор, у видов рода рипаробиус (*Rhyarobius*) — 32—64 аскоспоры. В маленьких апотециях некоторых видов телеболус (*Thelebolus*) образуется только одна сумка с многочисленными аскоспорами, которые выбрасываются в слизистом комке на расстояние до 7 см (например, у *T. stercorarius*). Окруженные слизью аскоспоры телеболовых легко приклеиваются к стеблям травы, с которыми попадают в пищеварительный тракт животных. Как и у аскоболовых, они хорошо переносят повышенную температуру, а кратковременное нагревание стимулирует их прорастание.

Крошечные, покрытые жесткими волосками апотеции видов трихоболус (*Trichobolus*), диаметром не более 500 мкм, развиваются закрытыми (ангиокарпно) и вскрываются только при освобождении аскоспор. В них образуются всего 1—3 сумки, содержащие до 7000 аскоспор.

СЕМЕЙСТВО ПИРОНЕМОВЫЕ (PYRONEMATACEAE)

Это самое обширное и разнообразное по морфологии и экологии семейство в порядке пецицевых. Его представители образуют типичные дисковидные или чашевидные апотеции, чаще сидячие, диаметром от нескольких миллиметров до 10 см. Часто они имеют яркую окраску, обусловленную присутствием пигментов из группы каротиноидов. У других представителей этого семейства каротиноиды отсутствуют и апотеции имеют желтоватую или коричневую окраску. Для нескольких родов из этого семейства характерны апотеции, покрытые волосками.

Аскоспоры пиронемов шаровидные или эллипсоидные, с гладкой или скульптурированной

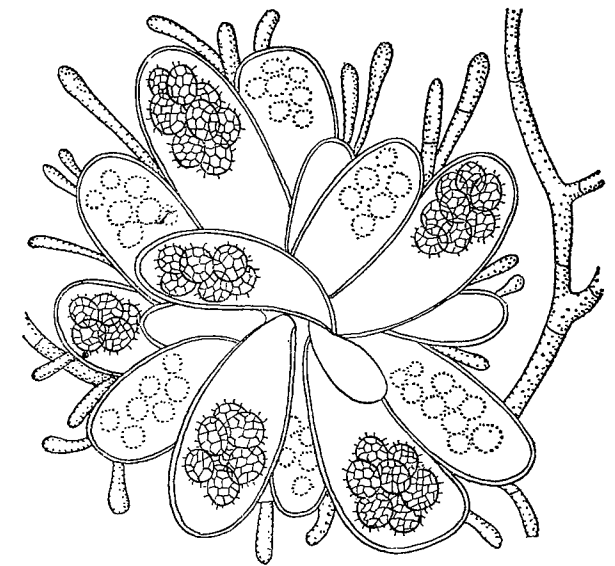


Рис. 123. Аскодесмис (Ascodesmis).

оболочкой, всегда одноядерные. Часто они содержат одну или несколько капель масла.

Многие пиронемовые хорошо растут в культуре на питательных средах. У некоторых из них в этих условиях обнаружены конидиальные споронии, неизвестные в природе.

Среди пиронемовых известны как гомоталлические, так и гетероталлические виды. У многих хорошо изучено развитие апотециев. К этому семейству относится классический объект изучения полового процесса, типичного для высших аскомицетов, — пиронема омфалодес (*Pyronema omphalodes*, табл. 18). У некоторых пиронемовых, например у гетероталлического вида антракобия черноокаймленная (*Anthracobia melaloma*), половой процесс сходен с таковым у пиронемы. У других представителей этого семейства антеридии хотя и образуются, но не функционируют. У скутеллинии блюдцевидной (*Scutellinia scutellata*) развиваются многоядерные аскогоны, в которых происходит попарная ассоциация ядер и образование дикарионов.

Все пиронемовые — сапротрофы на различных субстратах: почве, опаде, древесине, экскрементах. В этом семействе представлены все экологические группы, к которым относятся пецицевые.

Многие пиронемовые обитают в лесах разного типа на почве. К этой группе относятся такие широко распространенные гумусовые сапротрофы, как алевроия оранжевая (*Aleuria aurantia*), грибы из рода гумария (*Humaria*), трихофья скученная (*Trichophaea gregaria*, рис. 124) и многие другие пиронемовые.

Крупные оранжевые апотеции алевроии оранжевой бывают диаметром 5—10 см. Они развиваются обычно большими группами (табл. 18) на сырой

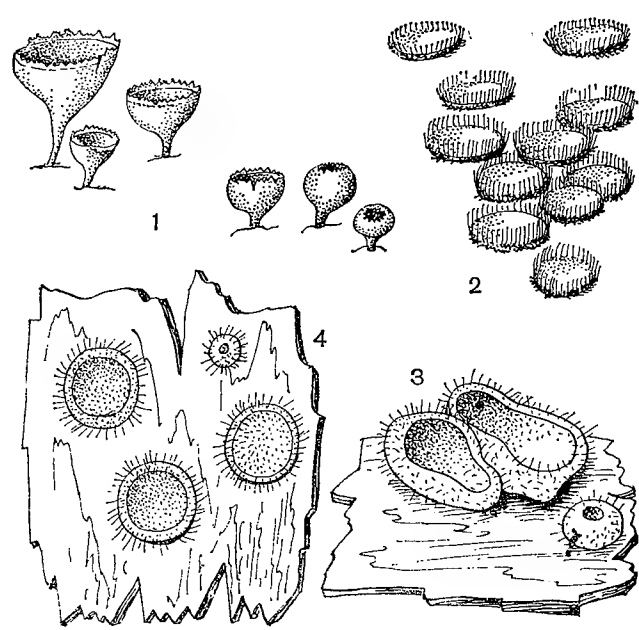


Рис. 124. Пиронемовые:

1 — геопанекс угольный (*Geopanax carbonaria*); 2 — трихофея скученная (*Trichophaea gregaria*); 3 — гумария полусферическая (*Humaria hemisphaerica*); 4 — skutеллиния блюдцевидная (*Scutellinia scutellata*).

земле в смешанных и лиственных лесах, на влажных лугах, в садах, нередко у дорог, обычно на местах, хорошо освещенных солнцем. Этот вид встречается с начала лета до осени.

Во второй половине лета и осенью на почве в лесах, особенно среди травы, нередко обильно развиваются очень мелкие апотеции трихофеи скученной (рис. 124). Они имеют чашевидную или блюдцевидную форму, сидячие, диаметром не более 1—2,5 мм, коричневые, покрыты снаружи прямыми коричневыми волосками. Их гимений имеет сероватую окраску.

Гумария полусферическая (*Humaria hemisphaerica*, рис. 124) имеет апотеции средней величины, диаметром от 0,5 до 2 см. Свое название этот вид получил в связи с тем, что его апотеции, вначале шаровидные и замкнутые, раскрываясь, долго сохраняют полусферическую форму. Снаружи они покрыты массой прямых бурых волосков. Гимений у этого вида сероватый или желтоватый.

Гриб часто встречается на почве в хвойных лесах, на древесине лиственных и хвойных деревьев.

Грибы из рода *отидея* (*Otidea*) обитают на почве в лесах как подстилочные сапротрофы. Апотеции у представителей этого рода развиваются односторонне и приобретают характерную уховидную форму. У *отидеи ослиной* (*O. onotica*), часто обильно развивающейся в конце лета и осенью на подстилке в лиственных или смешанных лесах, они обычно располагаются группами. Их гиме-

ниальный слой имеет яркую желтовато-оранжевую или красноватую окраску.

У другого гриба, тоже значительно распространенного, — *отидеи зальцгей* (*O. Ierogina*) — апотеции имеют такую же форму и размеры, но более темную, охряную или коричневую, окраску. Их гимений желтовато-коричневый или ржавого цвета. Гриб встречается осенью большими группами на опаде в хвойных лесах, часто среди мхов или вереска.

К грибам-ксилотрофам, не имеющим приуроченности к какому-либо определенному типу древесины, относится *скутеллиния блюдцевидная* (*Scutellinia scutellata*, рис. 124), довольно часто встречающаяся летом и осенью во влажных местах на гниющих ветвях, древесине. Иногда ее апотеции располагаются на почве, но, выкопав их, всегда можно обнаружить, что они развиваются на погруженных в почву гнилушках. Апотеции этого гриба часто образуют большие скученные группы, диаметром 2—8 мм, блюдцевидные, с очень ярким, киноварно-красным, гимениальным диском, окаймленным бурными заостренными волосками.

Широко представлены среди пиронемовых карбофильные грибы. Они развиваются на старых кострах нередко уже через 2—3 недели, образуя на них массу апотециев. Одной из первых появляется на кострищах *пиронема омфалодес* (*Pyronephora omphalodes*), с беловатым паутинистым мицелием, на котором образуются обильные оранжевые или розовые апотеции, часто сливающиеся в корочки (табл. 18).

Один из наиболее распространенных у нас карбофилов — *геопанекс угольный* (*Geopanax carbonaria*, рис. 124). Его многочисленные небольшие апотеции (диаметром 0,3—2 см) развиваются обильно весной и летом на старых кострищах. Апотеции этого гриба кубковидные, снаружи грязновато-бурные, с охряно-бурым гимением. Края апотециев тонкие, беловатые, разорванные в виде многочисленных зубчиков.

Карбофильные грибы обычно очень чувствительны к развитию нормальной почвенной микрофиты и развиваются на кострищах, где почва частично простерилизована огнем. Для их развития необходимо также, по-видимому, высокое содержание минеральных веществ. По мере загорания кострищ, восстановления на них почвенного слоя карбофильные пиронемовые вытесняются другими группами грибов.

Некоторые представители семейства пиронемовых — копротрофы. Это грибы из рода *хейлимения* (*Cheilymenia*), *копробия* (*Coprobola*), *гумария* и др. *Копробия зернистая* (*Coprobola granulata*) очень часто поселяется на свежем коровьем навозе летом и осенью. Ее апотеции развиваются большими группами, нередко полностью покрывающими субстрат. Они мелкие, диаметром около 3 мм, сначала замкнутые, а затем блюдцевидные, с плоским ярко-желтым диском гимения.

К этому семейству иногда относят род *идофанус* (*Idophanus*), характеризующийся светлыми или довольно ярко окрашенными апотециями студенисто-мясистой консистенции. Споры не окрашены, с каллозно-пектиновой орнаментацией. Сумки окрашиваются иодом диффузно. Грибы этого рода — преимущественно копротрофы. *Идофанус мясо-красный* (*Idophanus carneus*) — один из наиболее распространенных копротрофных грибов, он образует скученные или сливающиеся апотеции от мясо-красного до желтовато-оранжевого цвета, диаметром до 1—2 мм.

ПОРЯДОК ТРЮФЕЛЕВЫЕ (TUBERALES)

Грибы порядка трюфелевых относятся к группе гипогейных (подземных) аскомицетов. Этот порядок включает около 100 видов, характерный признак которых — подземные плодовые тела, называемые обычно трюфелями.

Трюфели — грибы в последнее время малоизвестные, почти забытые. Сведения об их местонахождениях в нашей стране очень скудные. Но когда-то они были широко известны и как ценный продукт имели большой спрос. Чаще всего трюфели растут в более теплых районах умеренной зоны, особенно во Франции, Италии, Испании, Португалии, южных районах Германии, на юго-западе и в средней полосе европейской части СССР. За пределами Европы известны в Северной Африке и Калифорнии.

Плодовые тела трюфелей округлые или клубневидные, мясистой или хрящеватой консистенции, в зрелом состоянии у большинства видов замкнутые. Плодовые тела трюфелей (в зависимости от вида) по величине могут быть от лесного ореха до крупного картофельного клубня и даже крупнее, массой до 1 кг.

Наружная часть плодового тела трюфелей дифференцирована в виде кожистого слоя — перидия, который снаружи может быть гладким, растрескивающимся или покрытым более или менее крупными полиэдрическими бородавками. Мясистая ткань гриба на разрезе имеет характерный мраморный рисунок, состоящий из чередующихся светлых и темных прожилок (рис. 125).

Первые прожилки несут наименование внутренних вен, а вторые — наружных.

У некоторых видов трюфелей (*Tuber excavatum*, *T. rufum*) наружные вены все сходятся к одному пункту на поверхности плодового тела, где его оболочка прорывается, и они таким образом открываются наружу. У других, например у *трюфеля летнего* (*T. aestivum*), таких точек на поверхности плодового тела несколько. С наружными венами чередуются внутренние, более плотные. Они отходят от наружных частей под общей оболочкой и загибаются к одному и тому же пункту.

Сумки трюфелей располагаются в плодовом теле либо на внутренних венах, образуя нечто подобное гимениальному слою (при этом наружные вены похожи на сильно складчатые пластины), либо распределяются в плодовых телах гнездобразно. Эта особенность принимается в качестве систематического признака.

Сумки трюфелевых грибов имеют разнообразную форму. Они могут быть шаровидные, широкоовальные, булавовидные, мешковидные, реже цилиндрические, содержащие 1, 2, 4 или 8 спор. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или бурые, шаровидные или эллипсоидные. Их оболочка обычно грубосетчатая или шиповатая, бородавчатая. Освобождение спор происходит пассивно при полном разрушении аскокарпа либо поедании их животными.

На ранних стадиях развития плодовые тела располагаются среди густого сплетения мицелия в виде мелких округлых телец и в тесной связи с ним. К концу зимы или ранней весной в них уже можно различить отдельные внутренние ткани и даже ясно видеть цвет и строение поверхности. В дальнейшем мицелий исчезает и зрелое плодовое тело лежит в земле свободно или только прилегает к мицелию более или менее выдающимся основанием (роды *Choïromyces* и *Terfezia*).

На молодых стадиях развития гриба *Tuber excavatum* зачатки плодовых тел закладываются в виде открытого блюдцевидного образования, на вогнутой и несколько складчатой поверхности которого появляются зачатки гимениального

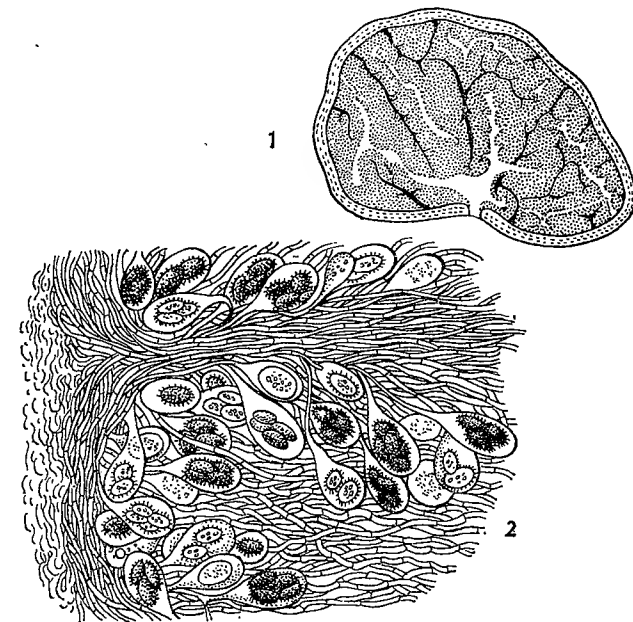


Рис. 125. Плодовое тело трюфеля:

1 — разрез плодового тела; 2 — разрез части этого тела с сумками.

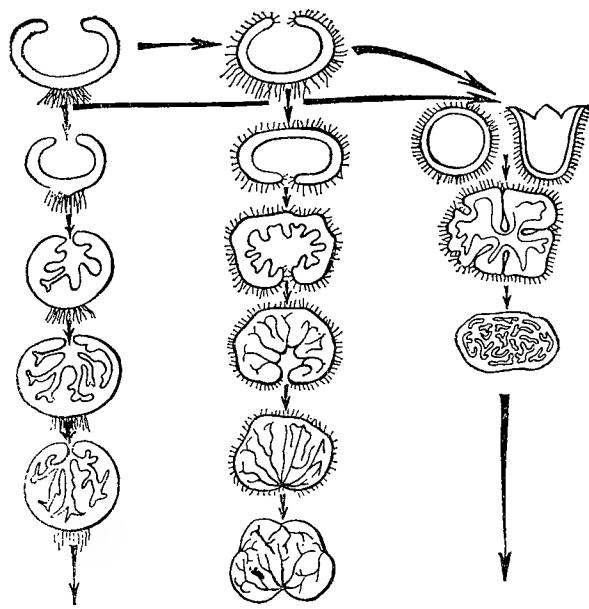


Рис. 126. Пути филогенетического развития плодовых тел трюфельных грибов из типичных апотециев дискомицетов.

слоя в виде палисадно расположенного слоя парафиз. При дальнейшем развитии зачаток плодового тела, находящийся в почве, не имеет возможности разрастаться вширь. Поэтому он образует многочисленные складки на поверхности гимения, а затем смыкает свое первоначально широко открытое устье до узкого отверстия, т. е. того пункта, в котором открываются наружные вены. Покрывающий их гимений первоначально сложен из одних парафиз, которые со временем сильно разрастаются, переплетаются с такими же парафизами, отходящими от противоположной складки, и заполняют промежутки между ними рыхлым сплетением гиф, образуя таким образом наружные вены. На границе между внутренними и наружными венами среди парафиз развиваются сумки, не образующие правильного гимениального слоя. Они часто содержат менее восьми спор в результате ранней дегенерации части из них. У грибов рода *хоиромицес* (*Choiromyces*) при сходном первоначальном развитии гимений закладывается не на всей поверхности складок, а только лишь в наиболее глубоких ее частях; верхние же участки их срастаются друг с другом, так что исчезает просвет наружных вен. В силу этой особенности в зрелом плодном теле гимений с сумками выстилает замкнутые, не сообщающиеся друг с другом щелевидные полости.

При всем несхождении зрелых плодовых тел трюфельных грибов с апотециями дискомицетов онтогенетическое развитие их показывает значительные черты близости и сходства, что дает основание выводить трюфельные из дискомицетов и более конкретно из порядка пецицевых.

Пути развития плодовых тел трюфельных грибов из типичных апотециев наглядно представлены на рисунке 126.

Таким образом, плодовые тела трюфель могут быть определены как подземные, вторично замкнутые сильно складчатые апотеции. На этом основании некоторые систематики выделяют трюфели как порядок группы дискомицетов.

Трюфельные грибы представляют прекрасный пример влияния условий существования на морфологию плодового тела. Плодовые тела трюфель смыкаются, защищая с помощью перидия сумки, развивающиеся внутри, от давления почвы. Типичный гимений дискомицетов теряет свои первоначальные черты, а сумки — свою цилиндрическую форму и упорядоченное расположение, что объясняется отсутствием необходимости рассеивать активно споры, и они освобождаются лишь при общем разрушении плодового тела.

В семействе трюфельных сумки образуют гимениальный слой. Плодовые тела при созревании не разрушаются в порошок. Это семейство представлено родами: *бальзамия* (*Balsamia*), *хоиромицес* (*Choiromyces*), *стефензия* (*Stephensia*), *тубер* (*Tuber*).

У грибов семейства *терфеzieвых* (*Terfeziaceae*) сумки распределены в плодовых телах гнездообразно. Плодовые тела при созревании не разрушаются в порошок. В семейство входят роды: *пикоа* (*Picoa*), *тирманья* (*Tirmania*), *терфезия* (*Terfezia*). Некоторые авторы включают в этот порядок и семейство элафомицетовых (с. 123).

Трюфели предпочитают рыхлую, известковую, отчасти железистую почву, произошедшую от выветривания чистых или мергельных известняков, малопригодную для других растений. Для этой почвы характерно, что в присутствии извести перегнивающие растительные остатки (опавшие листья, веточки) легко разлагаются, давая большое количество азотистых продуктов, используемых мицелием гриба.

Трюфельные грибы — обязательные микоризообразователи и поэтому произрастают по соседству с теми или иными высшими растениями. Например, *трюфели черные* (*Tuber melanosporum*, *T. aestivum*) растут в лесах с плюсконосными деревьями — дубом, буком, грабом, орешником. Эти деревья и особый тип почвы являются благоприятным условием для произрастания трюфель. *Трюфели белые* (*T. magnatum*, *Choiromyces meandriformis*) растут в лиственных лесах с березой, тополем, ильмом, липой, ивой, рябиной, боярышником. Изредка трюфели образуют микоризу с такими деревьями, как можжевельник, пихта и сосна.

Грибы рода *терфезия* образуют микоризу с растениями из семейства ладанниковых.

Мицелий трюфеля дает обычно от 3 до 7 плодовых тел, расположенных в кружок, как бы в гнезде. При созревании они приподнимают поч-

ву, что для сборщиков трюфель служит признаком присутствия грибов. С каждым годом подобные гнезда разрастаются и расширяются, и, если не нарушать мицелий, на этих местах, называемых трюфельниками, можно ожидать урожая грибов и последующие годы. Для своего полного развития трюфели требуют от 3 до 4 месяцев, и различные их виды созревают от лета до зимы. Так, *трюфель зимний* (*T. brumale*) созревает с ноября до февраля, а *летний* (*T. aestivum*) — в июне — июле. Находящиеся под землей плодовые тела не повреждаются морозами, достигающими 6 °С, хотя легко подмерзают и теряют свой вкус даже при незначительных заморозках, находясь на поверхности почвы.

Трюфели — высокоценные гурманами многих стран грибы. Некоторые из них известны еще из далекой древности. Среди имеющих практическое значение трюфель наиболее ценным и важным, несомненно, считается настоящий *черный французский трюфель* (*T. melanosporum*), или *перигорский трюфель* (от названия провинции, где он произрастает, табл. 19).

Плодовые тела черного французского трюфеля угловато-округлые, с крупными бородавками и точечными углублениями на поверхности, красновато- или буровато-черного цвета, размером от грецкого ореха до среднего яблока. Мякоть их красноватая, в зрелости фиолетово-черная или буро-красная, пронизанная черными и белыми жилками с красной каймой. Сумки содержат 4—6 черно-бурых аскоспор, орнаментированных острыми шипами (рис. 127). Этот трюфель созревает осенью, и собирают его до самой зимы. Плодовые тела его пользуются наибольшим спросом и обладают стойким, сильным ароматом. В больших количествах собирают настоящий черный трюфель в Южной Франции; кроме того, встречается он в Швейцарии и Северной Италии и очень редко в южных районах Германии.

Более распространены территориально и потому чаще используются в пищу зимний и летний трюфели. Плодовые тела зимнего трюфеля различны, от неправильно округлых до почти круглых. Перидий покрыт многоугольными, но более мелкими, чем у предшествующего вида, бородавками. Снаружи он вначале красновато-фиолетовый, потом совсем черный. Мясо пепельно-серое, с многочисленными белыми мраморными прожилками. Сумки с 4—6 овальными темными аскоспорами, покрытыми длинными и толстыми шипиками (рис. 127). Запах зимнего трюфеля менее ароматичен, чем у настоящего французского, и потому он менее ценится. Созревает этот гриб с ноября до февраля — марта. Собирают его зимой (отсюда его наименование). Этот трюфель широко распространен во Франции, Италии и Швейцарии, а также в СССР (на Украине).

Летний трюфель имеет довольно крупные плодовые тела, достигающие размеров куриного яй-

ца, неправильно округлой формы (табл. 19). Перидий покрыт крупными, полиэдрическими, твердыми, слегка полосатыми бородавками черно-бурого цвета. Тело его желтовато-белое, при нагревании светло-бурое или шоколадное. Оно пронизано большим числом плотных буроватых и беловатых жилок, образующих мраморный рисунок и уменьшающих нежный вкус гриба. Сумки с 4—6 аскоспорами, овальными и покрытыми крупной сетчатой оболочкой (рис. 127). По аромату гриб напоминает пивные дрожжи, однако запах его слабый и при приготовлении пищи исчезает. Плодовые тела растут неглубоко (около поверхности земли), иногда даже в листве под дубами, буками, березами, соснами, орешниками и особенно под грабами на глинисто-известковой почве. Созревает гриб уже в июле. Встречается он на юге Западной Европы, а также в южных районах Польши, на Украине, по Черноморскому побережью Кавказа.

Другая группа трюфель, использующихся в пищу, — белые трюфели. Это в первую очередь *итальянский*, или *пьемонтский*, *трюфель* (*T. magnatum*). Плодовые тела его угловато-округлые, сплюснутые, с заметно выдающимся основанием и вдавленные сверху, так что по форме несколько напоминают репу. Поверхность их совершенно гладкая, беловато-желтая, в зрелости охряно-бурая. Тело с нежными жилками, рыхлое, губчатое, сначала белое, затем желтоватое или красно-бурое, иногда почти розово- или рубиново-

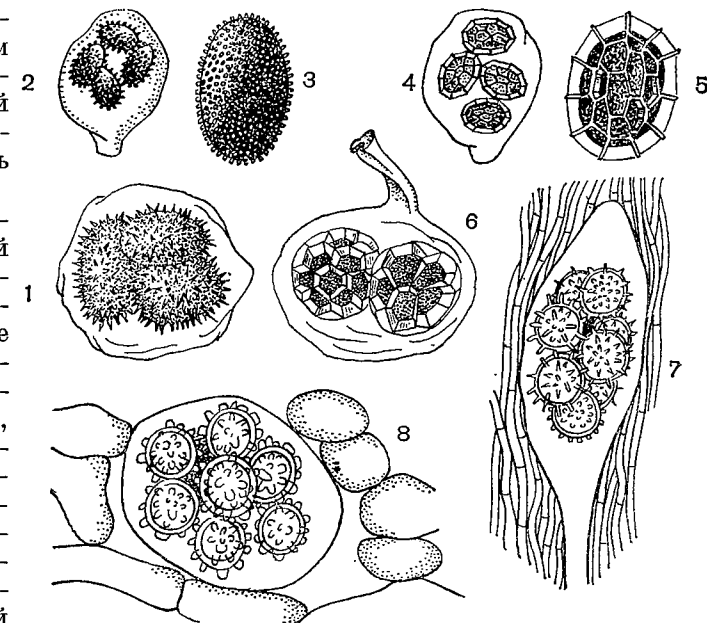


Рис. 127. Сумки и аскоспоры различных видов трюфель: 1 — черный французский трюфель (*Tuber melanosporum*); 2, 3 — зимний трюфель (*T. brumale*); 4, 5 — летний трюфель (*T. aestivum*); 6 — итальянский трюфель (*T. magnatum*); 7 — белый трюфель (*Choiromyces meandriformis*); 8 — африканский трюфель (*Terfezia leonis*).

красное, с чесночным или сырным запахом. Плодовые тела диаметром 10 см и массой 700 г. Созревает гриб в конце июля. Собирают его до поздней осени. Распространен этот трюфель в основном в Италии (Пьемонт) и во Франции (департамент Рона). Встречается он даже вне лесов — под ивами и тополями, а иногда и на полях.

Белый трюфель (*Choiromyces meandriformis*) — один из наиболее распространенных видов трюфелей (табл. 19).

Плодовые тела белого трюфеля имеют неправильно сплюснутую или округлую форму, с волнистой желтоватой или бурой поверхностью, становящейся со временем войлочной (табл. 19). Тело равномерно белое, мучнистое, как у картофеля, со временем становится мраморное, с прожилками, окруженными бесцветными ободками, в зрелом состоянии желтовато-бурое. Сумки удлинено-мешковидные, с восемью шаровидными спорами, орнаментированными тупыми шипиками (рис. 127).

Белый трюфель широко распространен в Западной Европе, а также в нашей стране (на Украине, в Тульской, Орловской, Смоленской, Владимирской, Московской областях, в Среднем Поволжье). В северных областях он растет на песчаной и глинистой почве, в сосновых лесах, а также в лиственных (среди берез, осин), но наиболее ценные, высококачественные трюфели растут в орешнике. Раньше этот трюфель в больших количествах добывали в окрестностях Загорска и Александрова, причем урожай их совпадал с урожаем белых грибов.

Собирают белые трюфели с августа по ноябрь. У трюфелей, собранных в более позднее время, плодовые тела крупнее и качество лучше.

Наконец, следует отметить *африканский трюфель* (*Terfezia leonis*), широко распространенный в Северной Африке, на Ближнем Востоке. Иногда он встречается в некоторых средиземноморских странах Европы, в том числе на юге Франции. Этот трюфель находится в симбиозе с растениями из родов *ладанник* (*Cistus*) и *солнцецвет* (*Helianthemum*). Плодовые тела его неправильно округлой формы, беловато-желтого или различной степени бурого цвета, с гифами мицелия у основания (табл. 19). Плодовое тело бывает размером с апельсин. Содержимое его светлое, мучнистое, при созревании мягкое, влажное, с белыми жилками и круглыми бурыми пятнами. Сумки расположены беспорядочно, мешковидные, с восемью яйцевидными или шаровидными спорами (рис. 127).

Африканский трюфель значительно ниже по качеству, чем настоящий французский. Однако плодовые тела этого трюфеля играют определенную роль в питании местного населения.

Великолепный аромат и нежный вкус настоящего черноспорового трюфеля определяют постоянный и широкий спрос на эти грибы. Однако

в силу симбиотического характера жизни трюфелей искусственное выращивание их по примеру шампиньонов не удается. Только лишь в Южной Франции и в Италии применяют так называемый «непрямой» способ выращивания промышленного трюфеля, для чего создают искусственные трюфельные плантации. Берут желуди, предпочтительно из дубового леса, где произрастают трюфели, высевают их на подходящей почве, в гнезда вносят почву, взятую с трюфельников и содержащую споры и мицелий грибов. Через 10—12 лет под дубками появляются первые трюфели. Сбор плодовых тел можно проводить ежегодно, при условии постоянного прореживания посадок. Гнезда трюфелей отмечаются высушенной травой и несколько приподнятой землей, напоминая кротовины.

Массовый сбор трюфелей во Франции производят с помощью дрессированных собак и свиней. Свиньи ловко отыскивают их в силу своей природы, чтобы съесть эти грибы. Животных привлекает запах трюфелей, и они способны учуять их на расстоянии до 20 м. Для дрессировки берут 3—4-месячных самок и используют их до 12—15-летнего возраста. Когда свинья найдет трюфели и начинает рыть землю, ее отгоняют и выкапывают плодовые тела. В награду же дают свинье вареные бобы, горох или кукурузу. Однако свинья довольно быстро устает, и работа с ней прекращается. Если грибы растут на легкой, песчаной почве и гнезда разбросаны на большом расстоянии, то более целесообразно использовать собак, которые к тому же меньше устают и могут обойти большую территорию. Использование собак для поиска трюфелей известно в Италии уже с XV в. Можно использовать собак любой породы, но лучшими оказываются коротконогие — пудели, дворняжки. Охотничьи собаки к поиску трюфелей непригодны, так как легко отвлекаются на запахи диких животных. До 60-х годов прошлого столетия под Москвой для сбора трюфелей использовали дрессированных медведей.

Для дрессировки собак отбирают самок, которых приучают к трюфелям еще щенками. Сначала их поят молоком, к которому прибавляют отвар трюфелей, затем дают хлеб с добавлением трюфелей. Когда щенки подрастут, их дрессируют вначале в комнате, пряча натертые грибами деревяшки. Нашедший их щенок получает еду. Затем дрессировкой занимаются во дворе, в саду и, наконец, в лесу. Собака легко привыкает к такой охоте. Она обнюхивает землю и, найдя трюфели, лает.

Жители французских провинций Перигора и Воклюз практикуют так называемую охоту «на мух», основанную на том, что мухи некоторых видов (трюфельные мухи — *Helomyza gigantea*, *H. pallida*, *H. ustulata*, *H. tuberivora*) откладывают яйца в почву около трюфелей. Их личинки

питаются тканями этих грибов. Таким образом, лёт этих насекомых указывает на присутствие трюфелей. Сейчас для поиска плодовых тел трюфелей разрабатываются специальные приборы (газоанализаторы), способные улавливать низкие концентрации стероидных соединений, образуемых этими грибами.

В нашей стране встречаются такие трюфеля, как *кавказский* (*Terfezia transcaucasica*), известный у местного населения под наименованием «томбала» и распространенный в Азербайджане на Апшеронском полуострове, в Нагорном Карабахе, в долине реки Аракс и в Средней

ПОДКЛАСС ЛАБУЛЬБЕНИОМИЦЕТЫ (LABOULBENIOMYCETIDAE)

К этому подклассу принадлежат аскомицеты, таллом которых имеет немиецелиальное строение, а сумки с тонкой, быстро разрушающейся оболочкой образуются в перитециях. Все лабульбениомицеты — облигатные паразиты на членистоногих, преимущественно на насекомых (грибы из порядка *Laboulbeniales*) или на красных водорослях (грибы из порядка *Spathulosporales*).

ПОРЯДОК ЛАБУЛЬБЕНИЕВЫЕ (LABOULBENIALES)

Грибы порядка лабульбениевых широко распространены и представляют большой интерес в биологическом отношении. Лабульбениевые интересны как пример высокоспециализированных облигатных паразитов наружного скелета насекомых и клещей. Как настоящие паразиты, эти грибы зависят от жизни хозяина: со смертью хозяина погибает и гриб. Лабульбениевые паразиты насекомых были впервые обнаружены энтомологом Л а б у л ь б е н о м в 1852 г., а годом позже Р о б и н предложил для этих грибов родовое название *лабульбения* (*Laboulbenia*) в честь открывшего их ученого.

Лабульбениевые грибы образуют на теле живых насекомых мелкие щетинки или пучки (длиной около 1 мм), почти невидимые невооруженным глазом, выступающие с определенных участков поверхности хитинизированных покровов в виде бархатистых волосков. Некоторые виды лабульбениевых грибов показаны на рисунке 128. Привлекает внимание чрезвычайное разнообразие их внешней формы.

Необычный вид грибов привел к тому, что их принимали за особые ненормальные структуры на теле насекомых или относили к неизвестным растительным паразитам.

В порядок лабульбениевых входит до 1500 видов грибов, относящихся к 150 родам и 3 семействам. Такое количество видов делает этот

Азии. В тех же районах растет *степной трюфель* (*T. boudieri*).

Летний трюфель, называемый в нашей стране русским, растет по дубовым и буковым лесам Украины, на Черноморском побережье Кавказа и в окрестностях Кировабада. Кроме отмеченных съедобных трюфелей, в Подмоскovie встречаются также гриб *гиднотрия Тюляна* (*Hydnotrya tulasnei*) — вид, не имеющий практического значения. Настоящий черный трюфель в нашей стране не растет. Промышленный сбор и выращивание трюфелей у нас также не практикуются. Их используют в пищу только местные жители.

порядок одним из самых больших в группе пиреномицетов класса сумчатых грибов.

Географическое распространение и специализация. Лабульбениевые грибы широко распространены по всему миру, но преимущественно в условиях тропиков и субтропиков.

Данные о распространении этих грибов в нашей стране малочисленны. Они обнаружены в Латвии, Львовской области и на Кавказе.

Первые сообщения, касающиеся круга хозяев лабульбениевых грибов, относились к жесткокрылым, но в дальнейшем их находили на представителях двукрылых, сетчатокрылых, прямокрылых, термитов, перепончатокрылых, пухоедов, а также на паукообразных (клещи). Грибы широко распространенного рода лабульбения часто обнаруживают на жукелицах (*Bembidion*) или на жуках-бомбардирах (*Brachinus*). Грибы рода *стигматомицес* (*Stigmatomyces*) часто паразитируют на различных мухах, в том числе на комнатной мухе (рис. 128).

Специфичность лабульбениевых грибов для определенных хозяев и еще более ярко выраженная позиционная специфичность, т. е. постоянство прикрепления гриба к определенной точке наружного скелета насекомых; давно интересовали многих биологов. Причины такой специфичности для большинства видов остаются невыясненными. Некоторые из лабульбениевых грибов были найдены только на насекомом одного вида, другие встречаются на близкородственных видах внутри одного рода.

Многие грибы из рода *рихия* (*Richia*) найдены не только на жуках, но также на клещах, которые поражают этих насекомых. Один вид лабульбении найден в Бразилии на муравье (*Eciton*) и на жуке-карапузике, обитающем в гнездах этого муравья, а также на некоторых клещах (*Asarina*), которые встречаются на жуке-карапузике. Таким образом, имеются узкоспециализированные грибы в отношении хозяев.

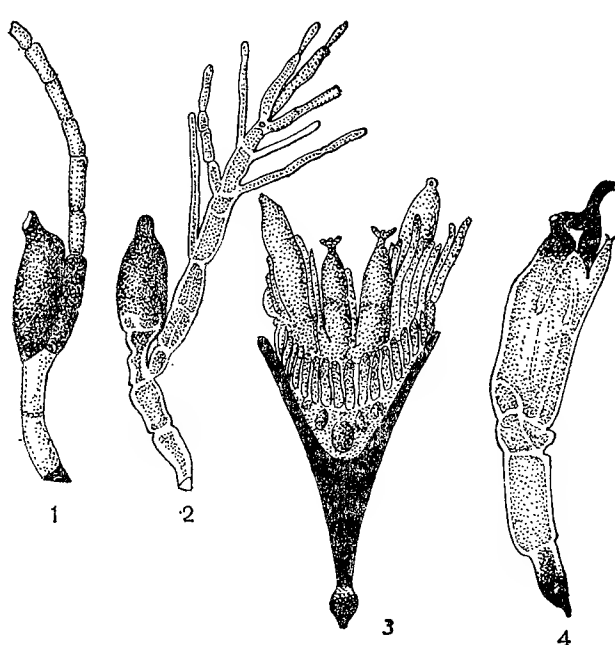


Рис. 128. Лабульбениевые:

1 — лабульбенія обыкновенная (*Laboulbenia vulgaris*); 2 — сантаромидес пермаскулюс (*Santharomycus permasculus*); 3 — дихомицес (*Dichomyces*); 4 — хитонимицес атрикорнис (*Chitonomyces atricornis*).

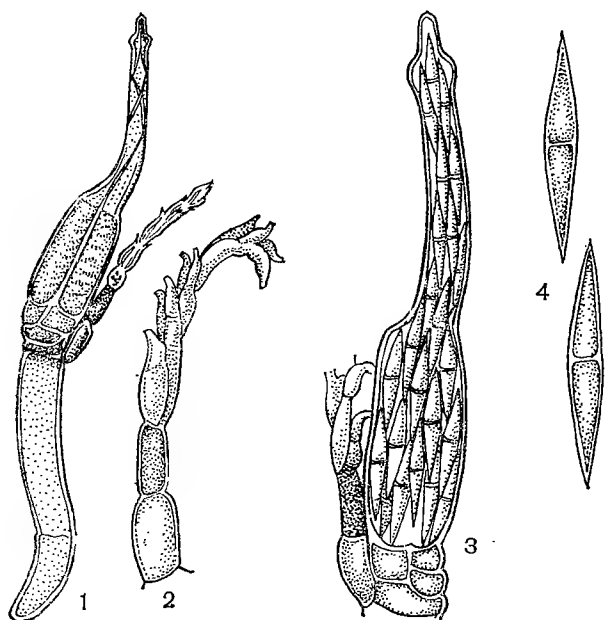


Рис. 129. Стигматомидес лимнофоре (*Stigmatomyces limnophore*):

1 — зрелая особь с хорошо дифференцированными перитециями, рецептакулом, каналом и антеридиальным придатком; 2 — антеридиальный придаток; 3 — основание и канал перитеция, заполненные аскоспорами; 4 — аскоспоры.

и виды, способные заражать насекомых разных отрядов и даже паукообразных, находящихся с ними в одном биоценозе.

Кроме видовой специфичности, чрезвычайный интерес представляет упомянутая выше специфичность положения, занимаемого грибами на теле хозяина. Некоторые из лабульбениевых грибов иногда очень постоянны к расположению в определенных местах для роста и развития. Например, грибы рода *хитонимицес* (*Chitonomyces*), особенно встречающиеся на жуках-вертячках и жуках-плавунцах, настолько приурочены к определенным участкам поверхности тела хозяина, что только на основании этого признака может быть сделано определение грибов с удивительной точностью.

До сих пор является загадкой, почему один вид гриба поселяется всегда на спинной поверхности хозяина, а не на брюшной или только на одних правых передних ногах. Некоторые полагают, что такая специфичность может быть объяснена особыми «вкусами» или пищевыми потребностями. Тэкстер был склонен видеть причину такой точной локализации грибов в поведении хозяина, в частности в его постоянно повторяющихся движениях, которые способствуют заражению.

Перенос спор может осуществляться при акте спаривания, тем более что споры некоторых видов грибов выходят из перитеция только при надавливании.

Исследования американского ученого Бенджамена открыли еще одну загадку этих грибов. Многие виды не только проявляют специфичность в отношении места прикрепления, но и являются специфичными для пола хозяина, на котором они поселяются.

Морфологическое строение. Проросший из споры организм никогда не достигает значительного мицелиального развития, характерного для других групп грибов. Зрелый индивидуум состоит из малого и определенного количества клеток, составляющих рецептакул, прикрепленный у своего основания к телу хозяина и называющийся ножкой; придатки, которые возникают из рецептакула; женские репродуктивные структуры, которые происходят из клетки рецептакула; мужские репродуктивные структуры, образующиеся из рецептакула или на придатках (рис. 129). При этой относительно простоте организации поражает значительное разнообразие структур у грибов внутри этого порядка.

Некоторые роды характеризуются рецептакулом, состоящим только из двух клеток; в представителях других родов он может быть построен из большого количества клеток. Для родов *зодиомицес* (*Zodiomyces*), *эузодиомицес* (*Euzodiomyces*) и некоторых других характерно развитие клеток рецептакула во многих планах, дающее массивную структуру, тогда как у видов грибов родов *филариомицес* (*Filariomyces*) и *энартроми-*

цес (*Enarthromyces*) образуется нитчатый рецептакул за счет деления его клеток в одном направлении. Ножка обычно темная; ею тело гриба прикрепляется к покровам насекомого-хозяина.

У некоторых грибов из базальной клетки рецептакула может вырастать корневидный вырост — ризоид, проходящий через кутикулу хозяина и иногда достигающий гиподермы. Такие виды обычно находятся у насекомых с мягкими покровами.

Придатки значительно варьируют, от простых до сильно ветвистых. Одни придатки несут антеридии, другие остаются стерильными. Мужские репродуктивные органы — трех основных типов, причем все они продуцируют мелкие неподвижные сперматидии. В одном типе сперматидии образуются из клеток придатков экзогенно, наподобие конидиеобразования. В двух других типах сперматидии образуются в антеридиях эндогенно. При этом в одном случае антеридии простого типа, в другом — сложные. Тип структуры, продуцирующей мужскую клетку, принят за основной признак для деления этого порядка, как уже указывалось выше, на три семейства.

Споры образуются в сумках. Споры однотипны по форме и размерам. Они прозрачны, форма их веретеновидная или игольчатая (рис. 129). Чаще спора разделена на две неравные клетки. Содержимое споры представляет зернистую цитоплазму. Спора почти всегда окружена студенистой оболочкой, которая служит ей защитным покровом и помогает прикрепляться к насекомому-хозяину. Прорастание споры начинается с изменения ее нижнего конца в орган прикрепления — ножку. Грибы, образующие ризоидные структуры из базальной клетки рецептакула, способны всасывать питательные вещества из живых тканей насекомого под наружным скелетом, к которому они прикреплены.

Описаны три типа специальных приспособлений (гаусторий) у грибов, проникающих в кутикулу и гиподерму таракана. Проникновение через кутикулу осуществляется не только под механическим давлением, но и под действием ферментов.

Нимфы тараканов освобождаются от заражения при линьке, но взрослые тараканы сохраняют инфекцию до конца своих дней. Для тех грибов, у которых специальных структур не обнаружено и для которых ножка служит только для прикрепления особи к кутикуле, по предположению Тэкстера, всасывание питательных веществ осуществляется через оболочку ножки. Интересно, что эти грибы в остальных своих частях покрыты почти непроницаемой оболочкой даже для таких легко проникающих веществ, как фиксирующие жидкости, что делает впитывание через поверхность почти невозможным.

Узкую специализацию грибов в отношении немногих определенных хозяев и мест прикрепле-

ния к кутикуле связывают с паразитизмом, основанным на особых пищевых потребностях.

Другие авторы считают возможным питание лабульбениевых грибов непосредственно за счет воскового налета, покрывающего тело всех насекомых и выделяющегося в жидком состоянии.

Особый интерес представляет вопрос об искусственном культивировании этих грибов. До сих пор ни один гриб этого порядка не был выращен в искусственной культуре. Однако, поскольку доказано, что споры грибов нескольких видов все-таки прорастают без контакта с хозяином, возможность культивирования их не исключена. Известное значение при этом имеет способность спор этих грибов выживать в почве в течение нескольких недель без потери инфекционности. Культивирование этих грибов поможет решить неясные вопросы их биологии.

ПОРЯДОК СПАТУЛОСПОРОВЫЕ (SPATHULOSPORALES)

Небольшой порядок спатулоспоровых включает одно семейство *спатулоспоровых* (*Spathulosporeaceae*) с единственным родом *спатулоспора* (*Spathulospora*), в котором известны 5 видов — это паразиты на морских водорослях из рода *Ballia*, относящихся к отделу *Rhodophyta*. Как и у лабульбениевых, у спатулоспоровых отсутствует мицелий, таллом тканевого строения, состоящий из толстостенных клеток неправильной формы, образует корочки на поверхности нитей водоросли-хозяина и внутриклеточные стромы.

Виды спатулоспора распространены в южном полушарии, преимущественно в Тихом океане у берегов Австралии и Новой Зеландии. Только один вид — *спатулоспора антарктическая* (*Spathulospora antarctica*) встречается в антарктических и субантарктических районах Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

Американским микологом Я. Кольмеером, описавшим порядок спатулоспоровых, и его женой Э. Кольмеейер хорошо изучен цикл развития у одного из видов — *спатулоспоры шерстистой* (*S. lanata*). Этот вид встречается на *Ballia hirsuta* и *B. scoparia* в водах Новой Зеландии. Одноклеточные аскоспоры спатулоспоры шерстистой имеют студенистые придатки, служащие для их прикрепления к таллomu хозяина. Прорастая, аскоспоры образуют короткую ростковую трубку, заканчивающуюся апрессорием. На поверхности нити водоросли образуется темноокрашенный корочковидный таллом гриба, выросты которого внедряются в одну из клеток хозяина и формируют там внутриклеточную стро- му, состоящую из ассимилятивных («питающих») клеток. Когда таллом спатулоспоры шерстистой становится диаметром до 50 мкм, на нем образу-

ются ветвящиеся выросты, на концах которых располагаются многочисленные антеридии, а в них развиваются сперматии палочковидной формы со слизистыми колпачками. Позднее таллом гриба утолщается, в нем формируются один или два аскогона с несколькими трихогинами. После спер-

ПОДКЛАСС ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЫ (LOCULOASCOMYCETIDAE)

Локулоаскомицеты, или асколокулярные грибы, отличаются от других аскомицетов тем, что сумки у них развиваются не в типичных перитециях, а в строноподобных образованиях, называемых аскостромами или псевдотециями. Формирование сумок у них происходит среди ткани плодовых тел в полостях (локулах), которые возникают частично за счет разрушения внутренней псевдопаренхимы этой стромы, частично за счет вытеснения ее аскогенными гифами и сумками. Вследствие этого каждая сумка располагается в отдельной локуле и отделяется от других остатками так называемой интераскулярной (межсумочной) ткани. Если в плодовом теле развивается значительное количество сумок, то в зрелом состоянии интераскулярная ткань нередко полностью разрушается.

Выделение подкласса асколокулярных грибов, или асколокуломицетов, послужило основой для разработки новых систем сумчатых грибов. В этом подклассе различают 4 типа развития и расположения сумок:

- 1. Тип «эльсиное». Сумки развиваются поодиночке в локулах, отделенных друг от друга остатками интераскулярной ткани.
- 2. Тип «псевдосферия». Аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул. Сумки в локулах отделяются друг от друга нитевидными остатками интераскулярной ткани. При созревании сумок эти остатки в ряде случаев разрушаются.
- 3. Тип «дотидея». Аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул. Сумки развиваются пучком — компактной группой, вследствие чего ткань центра полностью разрушается.
- 4. Тип «плеоспора». Аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул, которые заполнены массой вертикально расположенных гиф, отделяющих сумки друг от друга.

Латрелл установил, что асколокулярные грибы отличаются от других аскомицетов по строению оболочки сумок. У асколокулярных грибов она состоит из двух слоев.

В разделе, посвященном асколокулярным грибам, используются следующие термины:

Псевдотеции — плодовые тела почти шаровидной формы с одной или многочисленными локулами (рис. 130).

матизации развиваются шаровидные или грушевидные темноокрашенные перитеции с перифизами, но без парафиз. Сумки образуются из аскогенных клеток, аскогенные гифы отсутствуют. Оболочки сумок быстро разрушаются, и аскоспоры из полости перитеция выходят в воду.

Тириотеции — щитовидные уплощенные плодовые тела (рис. 130).

Мириотеции — подушковидные тела с многими локулами, расположенными в беспорядке (рис. 131).

Гистеротеции — вытянутые в длину плодовые тела, открывающиеся при созревании щелью (рис. 132).

Хаматеции — совокупность гифальных элементов центра плодового тела: остатки интераскулярной ткани, псевдопарафизы.

Аскома — плодовое тело сумчатых грибов вообще и асколокуломицетов в частности.

Строма — плотное мицелиальное сплетение, в котором образуются локулы, содержащие одну или много сумок; в других случаях она объединяет ряд плодовых тел — аском.

Псевдопарафизы — остатки межсумчатой ткани, которые приобрели нитевидную форму.

Интераскулярная ткань — ткань центра плодового тела, располагающаяся между сумками.

ПОРЯДОК МИРИАНГИАЛЬНЫЕ (MYRIANGIALES)

Аскомы представителей этого порядка подушковидные или неправильные по форме (мириотеции). У некоторых видов грибов они развиваются в стромах. Плодовые тела у представителей одних родов плотные, у других желатинозные. В центре плодовых тел, в хаматеции, образуется несколько локул, в которых развивается одна сумка со спорами. Как правило, локулы в мириотециях располагаются в беспорядке, однако нередко они развиваются на одном уровне. Сумки видов порядка мириангиальных почти шаровидные или широкояйцевидные, в большинстве случаев сидячие. Споры бесцветные или окрашенные, одноклеточные или с несколькими поперечными перегородками, реже муральные, т. е. с продольными и поперечными перегородками.

Порядок мириангиальных содержит 5 семейств со сравнительно небольшим числом родов и видов. Большинство их — сапротрофы, развивающиеся на отмерших частях цветковых растений, однако есть среди них и биотрофы (патогены). Среди них следует отметить некоторые виды родов *Elsinoë*

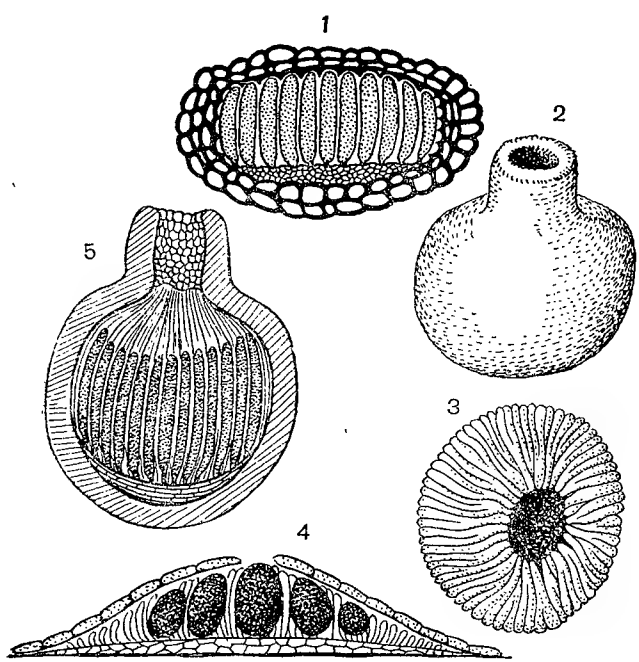


Рис. 130. Плодовые тела асколокулярных грибов: 1, 2, 5 — псевдотеции; 3, 4 — тириотеции.

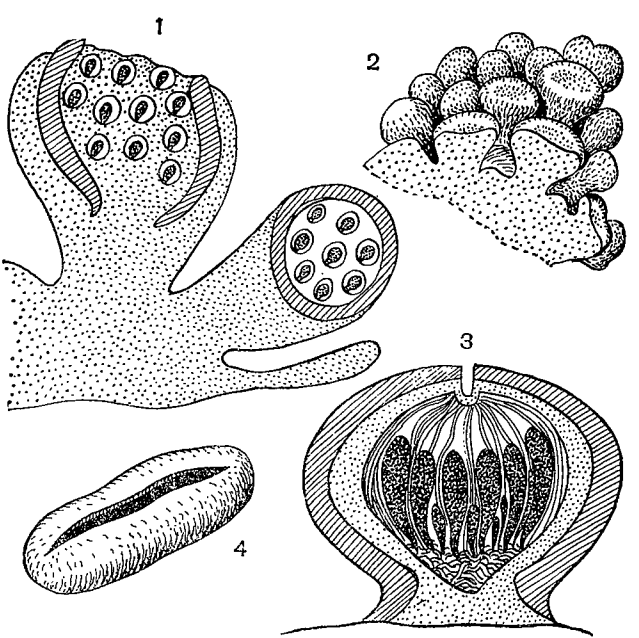


Рис. 131. Плодовые тела асколокулярных грибов: 1, 2 — мириотеции; 3, 4 — гистеротеции.

и *Myriangium*, которые паразитируют на листьях различных цветковых растений. К числу патогенных относятся также грибы рода *Uleomyces*, паразитирующие на грибах рода *Phyllachora*. Мириангиальные грибы распространены преимущественно в субтропических и тропических странах земного шара.

СЕМЕЙСТВО МИРИАНГИЕВЫЕ (MYRIANGIACEAE)

Мириотеции представителей этого семейства располагаются на базальной стромах (рис. 131), которая своим основанием погружена в ткань субстрата (насекомые, ветви и листья цветковых

растений), плотные, достаточно твердые. Споры с несколькими поперечными, а иногда и с одной продольной перегородкой, бесцветные.

В состав данного семейства входят роды *мириангиум* (*Myriangium*) и *гемимириангиум* (*Hemimyriangium*). Большинство видов этих родов распространено в субтропических и тропических районах земного шара, однако некоторые из них, например *Myriangium duriae*, относятся к числу космополитов. У *Myriangium duriae* строма шириной до 5 мм, с уплощенным основанием; наружный слой ткани стромы черный, внутренняя ткань белая. Сумка гриба почти шаровидная, диаметром до 50 мкм. Гриб поражает насекомых, живущих под корой ясеня.

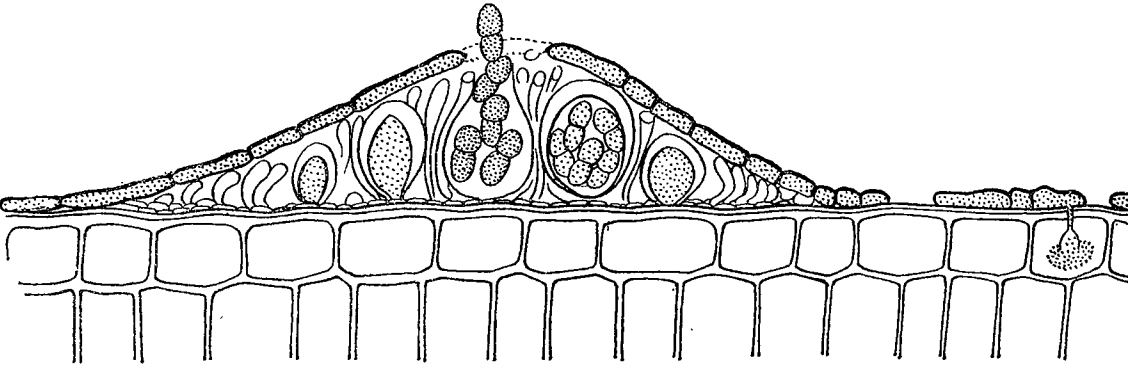


Рис. 132. Астерина вероники (*Asterina veronicae*). Поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами.

СЕМЕЙСТВО ЭЛЬСИНОЕВЫЕ (ELSIINOACEAE)

Мириотеции достаточно твердые, небольших размеров, светлоокрашенные, корочковидные, вначале полностью скрыты под покровными тканями питающего растения, впоследствии прорываются. Споры с тремя или бóльшим числом поперечных перегородок, а у некоторых видов и с продольной перегородкой, бесцветные или светло-бурые. Представители семейства эльсиноевых достаточно широко распространены в тропиках, субтропиках и в зонах с умеренным климатом. В состав семейства входят *эльсиное* (Elsinoë) и *диплотека* (Diplotheca).

Аскомы Elsinoë veneta шириной около 0,3 мм, развивающиеся в серых пятнах, окруженных пурпурной каймой. Сумки шаровидные, с сильно утолщенной (особенно на верхнем конце) оболочкой, диаметром до 30 мкм.

Гриб развивается на листьях, черешках, побегах, редко на ягодах малины и ежевики. Эта болезнь носит название антракноз. На листьях появляются мелкие округлые сероватые пятна, окруженные довольно широкой пурпурной каймой (впоследствии пораженная ткань нередко выпадает). На черешках и стеблях болезнь проявляется в виде серых с пурпурной каймой язвочек. Осенью и зимой ткань сереет, концы однолетних и двулетних побегов часто пробковеют и отмирают.

Помимо уже описанной сумчатой стадии в цикл развития гриба входит конидиальная, которая представлена грибом из рода *гloeоспорий* (Gloeosporium) — *Gloeosporium venetum*. Чаще этот гриб развивается лишь в конидиальной стадии, которая служит для распространения его в период вегетации питающего растения. Зимует гриб, вероятно, в виде мицелия, на котором весной образуются конидии. Развитию их способствует влажная, дождливая погода. Особенно сильно болезнь поражает молодые растения. В результате происходит снижение урожайности, а также снижается устойчивость растения к заболеванию в следующем году.

Для борьбы с антракнозом необходимо собирать и уничтожать растительные остатки, а также обрезать пораженные побеги. Следует тщательно перекапывать почву и рационально применять опрыскивание растворами химикатов (бордоская жидкость, цинеб и др.).

Elsinoë fawsetii отличается от предыдущего гриба формой и размерами сумок и спор. Он паразитирует на листьях, зеленых побегах и плодах цитрусовых. Болезнь, вызываемая им, — п а р ш а (б о р о д а в ч а т о с т ь) — проявляется в виде небольших бородавочек или коростинков, имеющих оранжевую, желтоватую или красноватую окраску. Сильнее всего поражаются апельсины и лимоны, а мандарины, как правило, устойчивы. В результате болезни пораженные

листья искривляются и остаются недоразвитыми; побеги тоже искривляются, отстают в росте, часто отмирают. На зараженных плодах образуются бородавки, в результате они плохо развиваются и приобретают уродливую форму.

Возбудитель парши цитрусовых имеет две стадии. Сумчатая стадия (Elsinoë fawsetii) в СССР до сих пор не встречена. Конидиальная стадия (Sphaceloma fawsetii) распространена довольно широко и встречается повсюду, где культивируют лимоны и апельсины. Гриб зимует на пораженных частях растения в виде мицелия. Весной на нем развиваются ложа с конидиями, которые распространяются при помощи дождя, ветра и насекомых.

Меры борьбы с паршой цитрусовых состоят в уборке и уничтожении растительных остатков, на которых сохранился источник инфекции, а также в обрезке и уничтожении пораженных грибом ветвей и побегов. Кроме того, опрыскивают деревья бордоской жидкостью.

Elsinoë ampelina отличается от описанных ранее представителей рода эльсиное формой и величиной сумок и спор.

Помимо сумчатой стадии (E. ampelina) в цикл развития этого гриба входят конидиальные стадии, представленные несовершенными грибами — Gloeosporium ampelophagum и Phoma ampelina.

Особое значение в распространении гриба имеет конидиальная стадия (Gloeosporium ampelophagum). Болезнь развивается на листьях, побегах, соцветиях и ягодах винограда. В результате поражения на листьях и побегах образуются бурые угловатые пятна, окруженные черной каймой и часто сливающиеся. Пораженные места листьев впоследствии выпадают. На побегах пятна вдавливаются и приобретают вид неглубоких язвочек. На пораженных плодах пятна округлые, вдавленные. Зараженные ягоды не вызревают и опадают.

Гриб зимует в виде мицелия, склероциев и пикнид гриба Phoma ampelina. Споры этого гриба служат источником весеннего заражения. Что касается сумчатой стадии (Elsinoë ampelina), то она до сих пор в нашей стране не найдена.

Распространение болезни наиболее успешно происходит в дождливый период. Большое значение при этом имеет и температура воздуха (наиболее благоприятная 24—30 °C). Инкубационный период болезни короткий, 3—4 суток, поэтому в течение вегетационного периода гриб может дать до 30 генераций.

Для борьбы с антракнозом винограда рекомендуют уборку растительных остатков, обрезку пораженных ветвей и побегов, а также опрыскивание растений бордоской жидкостью.

Из других представителей рода эльсиное следует отметить Elsinoë piri, которая поражает плоды яблони и груши, E. rosarum — листья розы (антракноз), E. canavaliae — плоды конских бо-

бов и фасоли. Всего же в роде эльсиное описано более 40 видов, многие из которых — патогены других цветковых растений.

СЕМЕЙСТВО КУКЕЛЛЕВЫЕ (COOKELLACEAE)

Мириотеции небольшие, почти бесцветные, красно-бурые или бурые, развиваются на поверхности субстрата (грибы). Споры с 3—9 поперечными и 1—2 продольными перегородками, вначале бесцветные, впоследствии темно-бурые.

Представители данного семейства, относящиеся к родам *кукелла* (Cookella) и *улеомицес* (Uleomyces), являются гиперпаразитами, т. е. грибами, поражающими другие грибы; некоторые из них распространены в странах умеренного климата, другие в тропиках и субтропиках.

Cookella microsporiga имеет желатинозно-мясистые, округлые или подушковидные аскомы шириной 0,1—0,4 мм, вначале бесцветные, впоследствии желтые. Сумки грушевидные, длиной до 40 мкм. Гриб развивается на других грибах-паразитах из родов *артикулария* (Articularia), *микростома* (Microstoma), *хелостома* (Helostoma), которые поражают листья различных видов дуба и некоторых других древесных широколиственных растений; встречается в Европе, Азии, Северной Америке.

Uleomyces sanguineus имеет подушковидные или дисковидные красно-бурые аскомы шириной 1,0—1,5 мм. Сумки почти шаровидные, диаметром до 50 мкм. Развивается на плодовых телах грибов рода *пармулария* (Parmularia), которые поражают листья видов *стиракс* (Styrax). Встречается в Южной Америке.

В данном роде, кроме того, описано еще 9 видов: Uleomyces japonica — развивается на грибах рода *коккоидеа* (Coccoideae), которая поражает листья дуба в Японии; U. mirabilis — на представителях рода *филлатора* (Phyllachora) — патогенах листьев лавра (Laurus) в Южной Америке, и др.

Семейства *сеуратиевых* (Seuratiaceae) и *шизо-тириациевых* (Schizothyriaceae) детально не рассматриваются. Они невелики по объему, их представители относятся к числу сапротрофов на растительных остатках или выделениях насекомых, распространены они в тропических или субтропических районах земного шара.

ПОРЯДОК АСТЕРИНАЛЬНЫЕ (ASTERINALES)

Аскомы поверхностные, шишковидные, дисковидные или шаровидные, нередко объединенные в строма, как правило, неправильной формы, темно-бурые или черные, мелкие, развивающиеся на темноокрашенном поверхностном мицелии. Сумки часто немногочисленные, широкобулавовидные, яйцевидные или почти шаровидные. Споры одноклеточные или с 1, реже с 2—3 и более

поперечными перегородками, бесцветные или темно-бурые.

Порядок астеринальных включает 4 семейства. Большинство видов этих семейств — биотрофы, развивающиеся на живых листьях и стеблях различных цветковых растений. Грибы этого порядка распространены главным образом в тропических и субтропических районах земного шара, однако некоторые виды встречаются в районах с умеренным климатом. Более известны из них представители семейств астериновых и пармуляриевых.

СЕМЕЙСТВО АСТЕРИНОВЫЕ (ASTERINACEAE)

Плодовые тела подушковидные или в виде щитка (тириотеции, рис. 130), с радиальной структурой. Мицелий темно-бурый, астериновидный. Споры с одной поперечной перегородкой.

В состав этого семейства входит несколько родов, из них наиболее известен род *астерина* (Asterina). Из представителей этого рода в умеренных широтах земного шара довольно часто встречается *астерина верониковая* (Asterina veronicae), которая развивается на поверхности листьев вероники лекарственной. Мицелий этого гриба бурый, поверхностный, образующий темные сетчатые скопления. Аскомы темно-бурые, мелкие, с округлым порусом. Сумки почти шаровидные. Споры широкоэллипсоидальные, с одной поперечной перегородкой, бурые (рис. 132).

Род астерина достаточно обширный, в его составе описано около 200 видов. Многие из них имеют конидиальную стадию, представленную несовершенными грибами рода *астеростомелла* (Asterostomella).

Из других родов, входящих в семейство астериновых, следует упомянуть *лембозину* (Lembosina), которая включает около 40 видов, распространенных в странах с умеренным климатом. *Лембозина дубовая* (Lembosina quercina) развивается на живых листьях дуба.

СЕМЕЙСТВО ПАРМУЛЯРИЕВЫЕ (PARMULARIACEAE)

Аскомы — тириотеции, образованы из радиально располагающихся гиф, черные, развивающиеся на поверхности питающего растения. Представители этого семейства в основном паразиты, встречающиеся в тропических странах земного шара.

В состав рассматриваемого семейства входят роды *пармулария* (Parmularia), *полициклюс* (Polycyclus) и др. Наиболее распространены грибы рода пармулария, произрастающие главным образом в тропических странах Южной Америки. В этом роде 4 вида грибов. Наиболее известен из них *Parmularia styracis* (рис. 133), поражающий живые листья растения *стиракс* (Styrax). Строма этого гриба шириной до 1,5—5,0 мм развивается

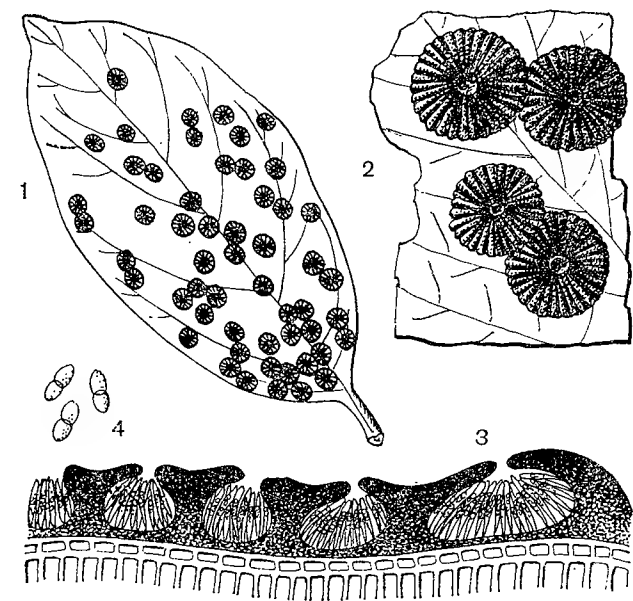


Рис. 133. Пармулярия стиракса (*Parmularia styrcis*): 1 — лист питающего растения с плодовыми телами; 2 — плодовые тела; 3 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; 4 — споры.

на поверхности листьев. В стромах формируются многочисленные локулы, в которых развиваются сумки, окруженные нитевидными псевдопарафизами. Сумки булабовидные. Гриб встречается в тропических странах Южной Америки. Там же обитает и другой гриб этого рода — *P. uleana*, который поражает листья представителей семейства *бромелиевых* (*Bromeliaceae*).

В состав семейства пармуляриевых входят и другие роды. Род *гистеростомелла* (*Hysterostomella*) включает 17 видов — патогенов на листьях и стеблях различных цветковых растений. Из них *H. guaranitica* развивается из представителей молочайных (*Euphorbiaceae*) в Южной Америке, а *H. sparsa* — на различных цветковых растениях в Северной Америке.

Достаточно широко распространен и гриб *коккодотис сфероидный* (*Coccodotthis sphaeroidea*), который является патогеном можжевельника (*Juniperus*) в странах умеренного климата Европы и Северной Америки.

ПОРЯДОК КАПНОДИАЛЬНЫЕ (CAPNODIALES)

Аскомы грибов этого порядка развиваются на поверхности живых листьев и других частей цветковых растений, они почти шаровидные, яйцевидные или эллипсоидальные, светло- или темно-бурые, мелкие, на мицелиальном сплетении (субиккуломе) или погруженные в него. Сумки почти яйцевидные, иногда вытянутые. Споры яйцевидные или эллипсоидальные, бесцветные, свет-

ло-или темно-бурые, одноклеточные, с одной или несколькими поперечными, а у некоторых видов и с продольной перегородками (муральные).

Порядок капнодиальных включает 3 семейства, виды которых в трофическом отношении принадлежат к числу эпифитов на живых частях древесных и кустарниковых растений. Они развиваются за счет их выделений или за счет выделений насекомых, живущих на них. Грибы этого порядка распространены преимущественно в тропических и субтропических районах земного шара, однако некоторые виды встречаются и в странах с умеренным климатом. Наиболее распространенными из них являются представители семейства капнодиевых.

СЕМЕЙСТВО КАПНОДИЕВЫЕ (CAPNODIACEAE)

Псевдотеции шаровидные или подушковидные (рис. 130), с периспорием или без него, нередко со щетинками. Мицелий темный, не астероидный. Споры с 2—4 поперечными перегородками, иногда муральные, темно-бурые.

В цикл развития некоторых представителей данного семейства входят конидиальные стадии, образованные различными видами пикнидиальных грибов.

В состав семейства включается 17 родов, из которых наиболее известен род *капнодиум* (*Capnodium*). Большинство видов данного семейства распространено в субтропических и тропических странах земного шара. В странах умеренного климата произрастают лишь некоторые представители капнодиума, а именно *C. salicinum* (на иве), *C. tiliae* (на липе) и др. Наиболее часто встречается *C. salicinum*. Псевдотеции этого гриба шаровидные или почти грушевидные, с небольшим сопочковидным устьищем, черные, диаметром до 200 мкм. Сумки немногочисленные.

Из других капнодиевых следует отметить род *стригоподия* (*Strigopodia*), в состав которого входит 3 вида, среди них *S. resiniae*. Характерной особенностью видов стригоподия является то, что они, в отличие от других грибов данного семейства, достаточно широко распространены в северных широтах Европы, Азии и Северной Америки.

ПОРЯДОК ДОТИДЕАЛЬНЫЕ (DOTHIDEALES)

Аскомы — псевдотеции (рис. 130), вначале, как правило, погружены в ткань питающего растения, впоследствии прорываются и выступают наружу своей верхней частью; у целого ряда представителей они с самого начала поверхностные; шаровидные, эллипсоидальные, конические или подушковидные, черные, мелкие. Плодовые тела при созревании открываются округлой порой

вследствие лизиса покровных тканей в апикальной (верхушечной) части. Хаматеций отсутствует, лишь у некоторых видов в центре псевдотециев сохраняются отдельные дезинтегрированные клетки внутренней части. Сумки достаточно многочисленные, булабовидные, широкобулабовидные или почти яйцевидные, иногда в ограниченном числе (семейство псевдосфериевые). Споры эллипсоидальные, вытянуто-яйцевидные, веретеновидные или вытянутые, бесцветные, светло- или темно-бурые, одноклеточные, нередко с одной или несколькими поперечными, а иногда и продольными перегородками (муральные).

В цикл развития ряда видов входит анаморфа, т. е. конидиальная, или несовершенная, стадия, которая представлена сферопсидальными, меланкониальными или гифальными грибами.

Виды порядка дотидеальных относятся к числу наиболее распространенных: они встречаются в самых разнообразных экологических условиях, от Крайнего Севера до тропиков. В трофическом отношении они принадлежат к числу сапротрофов или, реже, биотрофов, т. е. патогенов на различных частях травянистых, кустарниковых, кустарниковых и древесных растений.

Порядок дотидеальных включает 6 семейств.

СЕМЕЙСТВО ДОТИДЕЕВЫЕ (DOTHIDEACEAE)

Псевдотеции одиночные или заключенные в подушковидную, корочковидную или пельтоидную (дисковидное мицелиальное образование с центральной ножкой) строму, шаровидные или яйцевидные, черные, мелкие. Сумки булабовидные, цилиндрические или иногда почти яйцевидные, у некоторых видов в ограниченном числе, содержат 8 спор. Споры эллипсоидальные, вытянуто-эллипсоидальные или веретеновидные, бесцветные или буроватые, одноклеточные, с одной или несколькими поперечными перегородками, реже муральные.

Среди видов дотидеевых грибов встречаются биотрофы, гембиотрофы (полупаразиты) и сапротрофы, космополиты.

Анаморфы представителей семейства дотидеевых относятся к числу несовершенных грибов из родов *Aureobasidium*, *Cercoseptoria*, *Cercospora*, *Cladosporium*, *Lecanosticta*, *Ovularia*, *Polythrincium*, *Ramularia*, *Septoria*, *Stenella*.

В состав семейства входят роды: *Cymadothea*, *Coccoidella*, *Dyctyodotis*, *Discosphaerina*, *Dothidea*, *Euryachora*, *Lasiobotris*, *Melanodotthis*, *Microcyclus*, *Mycosphaerella*, *Omphalospora*, *Plowrightia*, *Rhizogena*, *Scleroplella*, *Sphaerulina*.

Наиболее распространенным из них является род *микосферелла* (*Mycosphaerella*). В его составе описано более 1700 видов, которые встречаются в самых различных экологических условиях во всех климатических зонах земного шара. В СССР обнаружено свыше 200 видов. Большинство видов

микосфереллы — сапротрофы, однако немало среди них и патогенов.

Грибы рода микосферелла имеют плодовые тела (псевдотеции), развивающиеся под эпидермисом растения-хозяина. В зависимости от формы сумок количество их в псевдотециях различно у разных видов: от 4—5 до 70—100. Характерна структура оболочки сумок на апикальном (верхнем) их конце. Как известно, оболочка сумок у асколокулярных грибов вообще состоит из двух слоев: наружный — очень тонкий; внутренний — утолщенный у разных видов в разной степени.

Споры (их 8 в сумке) располагаются в 2—3 ряда или скучены в беспорядке.

К числу наиболее известных и широко распространенных видов относят *M. punctiformis*, *M. allicina*, *M. fragariae*, *M. sentina* и др.

M. punctiformis развивается на листьях различных древесных и кустарниковых растений во всех частях земного шара. Псевдотеции грибов данного вида почти шаровидные, черные, диаметром 60—100 мкм (рис. 134).

M. allicina развивается на самых разнообразных травянистых растениях и встречается в различных частях земного шара. Псевдотеции у грибов данного вида шаровидно-приплюснутые, черные, диаметром 75—160 мкм (рис. 135).

Биология грибов рода микосферелла изучена слабо. В основном исследования посвящены специализации и циклам развития. Большинство грибов рода микосферелла развивается на самых разнообразных питающих растениях из различных групп цветковых растений. Некоторые виды, однако, приурочены к растениям определенных семейств фанерогамов. Например, *M. cruciferae* встречается только на крестоцветных, *M. umbelliferae* — только на зонтичных и т. д.

Ряд видов специализирован еще больше и произрастает только на растениях одного рода, например *M. fragariae* — только на листьях разных видов земляники, *M. sentina* — на листьях разных видов груши и т. д.

Циклы развития изучены у 63 представителей рода микосферелла. Установлено, что в цикл развития этих видов входят несовершенные стадии, представленные макро- и микроконидиальными спороношениями.

Исследованиями установлено, что сумчатая стадия плеоморфных грибов рода микосферелла служит для перезимовки грибов и первичного весеннего заражения питающих растений; макроконициальная стадия — для массового распространения гриба летом и осенью; микроконидиальная стадия выполняет роль сперматиев и играет роль в процессе дикарионтизации.

Как это отмечалось ранее, многие представители рода микосферелла отличаются определенной приуроченностью к соответствующим питающим растениям. Это сказывается и на их географии. То же самое можно сказать о предста-

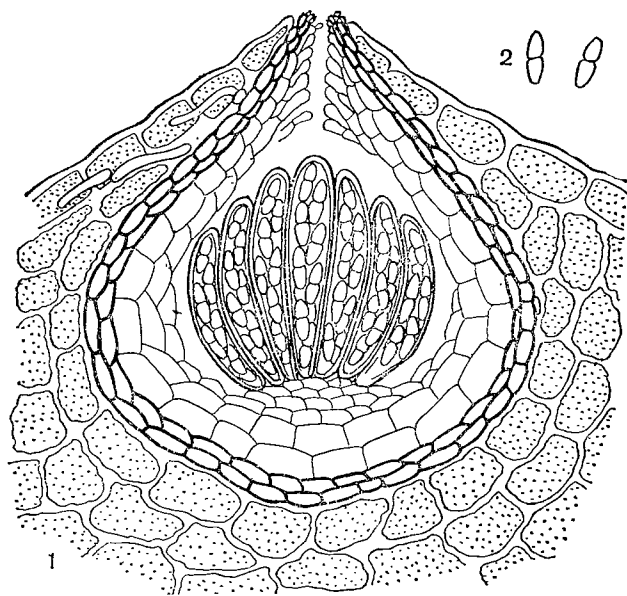


Рис. 134. Микосферелла точковидная (*Mycosphaerella punctiformis*):
1 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; 2 — споры.

вителях других родов микромицетов, принадлежащих к самым разнообразным систематическим группам грибов. Следует при этом отметить, что проследить соотношение ареалов грибов и их растений-хозяев значительно легче на примере зонального географического анализа. Данное обстоятельство объясняется тем, что смена физико-географических условий проявляется более резко в широтном, а не в меридиональном направлении. Особенно наглядно указанное соотношение ареалов заметно на примере грибов, которые обладают признаками, позволяющими идентифицировать их на основе макроморфологии. Грибы рода микосферелла столь малы, что без соответствующего микроскопического анализа определить их невозможно. Однако на примере многих видов этого рода видно, что распространение их представителей, отличающихся сравнительно узкой специализацией, обычно менее широко, чем распространение их растений-хозяев.

M. iridis, *M. epilobii*, *M. hyperici*, *M. podagriae* были обнаружены лишь в Европе и в Средней Азии. Между тем растения, на которых развиваются названные грибы (соответственно *Iris*, *Epilobium*, *Chamaenerium*, *Hypericum*, *Aegopodium*), распространены значительно шире.

Многие представители рода микосферелла развиваются на различных сельскохозяйственных растениях и наносят им ущерб. На культурных растениях было отмечено около 90 видов. Из этих видов настоящими паразитами является 21 гриб. Их можно разделить на две группы. К первой относятся такие, которые поражают растения в сумчатой стадии; ко второй — в конидиальной, а сумчатая у них развивается на отмерших частях растений.

К первой группе относятся *M. brassicicola* (на капусте), *M. fumaginea* (на винограде), *M. gibbiana* (на цитрусовых), *M. ikedai* (на листьях чайного куста), *M. oguzae* (на рисе), *M. romi* (на яблоне и айве), *M. phaseolicola* (на фасоли), *M. theae* (на листьях чайного куста) и др. Ко второй — *M. angulata* (на винограде), *M. arachidis* (на арахисе), *M. aurantiorum* (на цитрусовых), *M. aurea* (на смородине), *M. fragariae* (на землянике), *M. grossulariae* (на крыжовнике), *M. linorum* (на льне), *M. personata* (на винограде), *M. ribis* (крыжовник, смородина), *M. rubi* (на малине), *M. septina* (на груше) и др.

M. fragariae (табл. 20) вызывает заболевание — белую пятнистость листьев земляники. Болезнь поражает листья, черешки и плодоножки растения-хозяина. На листьях в результате поражения образуются округлые, вначале красновато-бурые, впоследствии белеющие пятна, окруженные пурпурной каймой. В центре пятна развивается плодоншение гриба: сумчатая стадия — *M. fragariae*; конидиальная — *Ramularia tulasnei*. Зимует гриб в сумчатой стадии, которая служит источником первоначального весеннего заражения. Летом на

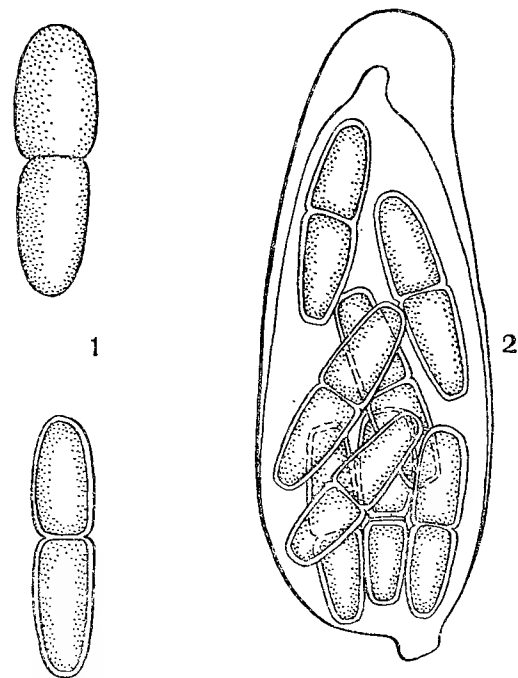


Рис. 135. Микосферелла лука (*Mycosphaerella allicina*):
1 — споры; 2 — сумка со спорами.

пораженных листьях развивается конидиальная стадия гриба, которая дает несколько генераций спор, что способствует массовому летнему распространению болезни. Наибольшего развития болезнь достигает к концу вегетации растения, чему в большой степени способствуют частые осадки и температура не ниже 18—24 °С. Заболеванию сильнее подвержены более взрослые плантации земляники.

Белая пятнистость распространена широко и повсеместно. Разные сорта земляники подвержены заболеванию в разной степени. Наиболее восприимчивые в нашей стране сорта — Рощинская, Абрикос, Белая ананасная, Шпанка и др. Более устойчивые — Мысовка, Шарплесс, Красавица Парсона и др.

В качестве мер борьбы с этим заболеванием используют уничтожение растительных остатков и трехкратное опрыскивание бордоской жидкостью.

M. linorum вызывает очень опасное заболевание льна — пасмо. Впервые оно обнаружено в СССР О. Б. Натальиной (1930) на Дальнем Востоке. Впоследствии оно выявлено в Краснодарском крае, в Ростовской области и в Крыму.

Пасмо льна проявляется во всех стадиях развития растения. У всходов льна поражаются семядоли, затем болезнь переходит на листья и стебли. На листьях образуются вначале желтовато-зеленые, а впоследствии буреющие пятна, в которых развивается конидиальное спороношение гриба, представленное грибом *Septoria linorum*. Пораженные листья скручиваются и частично опадают. На стеблях пятна быстро разрастаются и окружают стебель кольцом. От чередования бурых и зеленых участков стебель становится пестрым, впоследствии он поражается целиком и становится темно-серым.

Болезнь передается с семенами льна. Источником первичного заражения являются и растительные остатки, пораженные грибом. Весной на них развиваются плодовые тела *S. linorum*. Споры этого гриба вызывают поражение молодых растений. Что касается сумчатой стадии, то она в СССР до сих пор не обнаружена, однако в других странах встречается, что способствует сохранению гриба в зимний период.

Пасмо льна — карантинное заболевание. Борьба с ним сводится прежде всего к уничтожению пораженных растительных остатков. Почву участков, на которых обнаружены заболевшие растения, протравливают хлорной известью или меркураном.

M. ribis вызывает заболевание крыжовника и смородины — белую пятнистость листьев. На пораженных грибом листьях образуются небольшие округлые или угловатые пятна. Вначале они темные, впоследствии почти белые, окруженные бурой каймой. В центре пятен образуются плодовые тела конидиального спороношения гриба — *Septoria ribis*.

Гриб зимует на отмерших листьях растения-хозяина в виде псевдотецьев *M. ribis*. Споры созревают в конце мая — начале июня. Распространению болезни в большой степени способствует влажная дождливая погода, а также загущенность посевов. Массовое летнее распространение болезни осуществляется за счет развития конидиальной стадии гриба — *Septoria ribis*.

Снижению пораженности растений от белой пятнистости способствует внесение в почву микроэлементов. Для борьбы с заболеванием необходимо также уничтожать растительные остатки и опрыскивать растения химикатами.

M. rubi возбуждает белую пятнистость листьев и стеблей малины. Пятна сначала мелкие, бурые, а впоследствии беловатые. В них развивается конидиальное спороношение гриба — *Septoria rubi*. На стеблях (главным образом вокруг почек) также образуются вначале бурые, а затем белеющие распылчатые и довольно крупные пятна. Следует отметить, что стеблевая форма болезни более опасна.

Гриб зимует в виде сумчатой стадии, которая служит источником первичного заражения малины. Конидиальная стадия помогает массовому распространению гриба в период вегетации растения-хозяина. Белой пятнистостью в основном заболевают стареющие листья, поэтому болезнь особенно распространена в июле — августе. Для борьбы с белой пятнистостью малины прежде всего необходимо уничтожение растительных остатков, в которых сохраняется инфекционное начало, а также опрыскивание малины химикатами.

M. personata вызывает заболевание винограда церкоспороз (название дано по конидиальной стадии гриба, который относится к роду церкоспора). При этом на нижней стороне листьев появляются темные, довольно крупные пятна, вначале с темно-оливковым, а затем с коричневым бархатистым налетом — спороношение гриба в конидиальной стадии. Нередко поражаются также зеленые побеги и ягоды растения.

Очень сильно виноград страдает от церкоспороза в Средней Азии, а также в Армении и Ставропольском крае.

Гриб зимует в основном в виде конидий, однако немалое значение имеет, видимо, его сумчатая стадия. Наиболее сильно от болезни страдают местные винные сорта винограда, но поражаются и европейские сорта этого растения.

Для борьбы с церкоспорозом винограда используют опрыскивание лозы растения коллоидной серой, цинебом и цирамом. Необходимо также уничтожение растительных остатков.

СЕМЕЙСТВО ДОТИОРОВЫЕ (DOTHIORACEAE)

Псевдотеции погружены в ткань питающего растения, одиночные шаровидные или подушко-

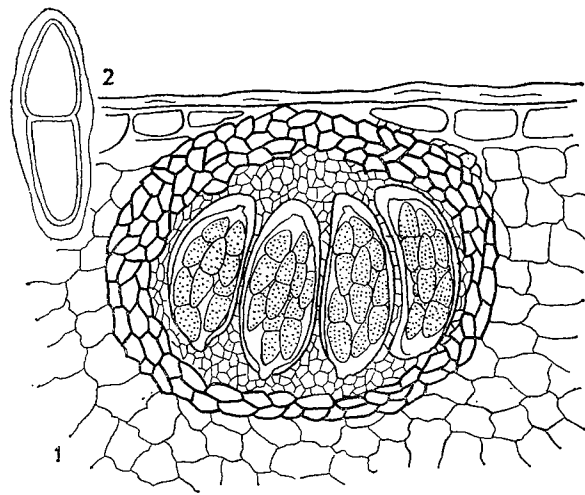


Рис. 136. Моноскострома иннумероза (*Monascostroma innumerosa*):
1 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; 2 — спора.

видные, черные, мелкие. Сумки булавовидные, у видов разных родов содержат 8 или 16 спор. Споры эллипсоидальные или почти яйцевидные, бесцветные или бурые, одноклеточные, с одной или несколькими поперечными перегородками, реже муральные.

Биотрофы или гемибиотрофы (полупаразиты) на листьях, хвоях и веточках различных хвойных и лиственных деревьев; космополиты.

Анаморфы представлены видами несовершенных грибов из родов *Dothichiza*, *Sclerophoma*, *Hormotoma* (генетическая связь установлена только в эксперименте).

В состав семейства входят роды *Bagnisiella*, *Delphinella*, *Dothiora*, *Keisslerina*, *Pringsheimia*, *Sacrothecium*, *Sydowia*.

Род *Dothiora* (*Dothiora*) объединяет 15 видов, в основном сапротрофов. Наиболее распространен среди них *Delphinella sorbi*, который развивается на отмерших ветвях рябины. Псевдотеции этого гриба черные, подушковидные.

Представители рода *Pringsheimia* (*Pringsheimia*) отличаются от *Dothiora* лишь тем, что сумки у них отходят от сильно выпуклого базального основания, вследствие чего располагаются не параллельно друг другу, а пучком. Из представителей *Pringsheimia* (в составе этого рода примерно 5 видов) следует упомянуть *Pringsheimia sepicola*, развивающегося на отмерших ветвях различных видов роз. У этого гриба псевдотеции развиваются под эпидермисом, почти шаровидные, черные. Сумки собраны в пучок и отходят от сильно выпуклого базального мицелиального сплетения.

Из других родов, входящих в состав семейства *Dothioraceae*, следует упомянуть о роде *Keissleri-*

na (*Keisslerina*). Грибы этого рода характеризуются тем, что в их сумках содержится по 16 спор. Характерным представителем кейссleriны следует считать *K. morawica*, у которого черные псевдотеции шириной 200—300 мкм, высотой 150—180 мкм, сумки многочисленные, булавовидные, содержащие по 6 спор.

В сумках представителей родов *дельфинелла* (*Delphinella*), и *сидовия* (*Sydowia*) также содержится по 16 спор. *Delphinella strobiligena* нередко встречается на отмерших чешуйках шишек различных видов сосны (*Pinus*). Другой вид — *D. balsameae*, патоген, вызывает пятнистость хвоек сосны.

Из видов рода *сидовия* следует отметить *Sydowia polyspora*. Этот гриб встречается на отмерших хвоях сосны, которые летом предыдущего года поражаются анаморфой этого вида — *Dothichiza pityophila*.

СЕМЕЙСТВО ПСЕВДОСФЕРИЕВЫЕ (PSEUDOSPHERIACEAE)

Псевдотеции видов данного семейства мелкие, почти шаровидные, черные, погруженные в ткань питающего растения, без поруса. Сумки малочисленные, развивающиеся в отдельных локулах. Споры бесцветные или буроватые, с несколькими поперечными перегородками, окруженные слизистым чехлом.

Конидиальные стадии у представителей семейства псевдосфериевых отсутствуют. Виды этого семейства относятся в основном к числу сапротрофов.

В этом семействе выделяют 5 родов: *моноскостром* (*Monascostroma*), *ветштейнина* (*Wettsteinina*), *лептосферулина* (*Leptosphaerulina*), *макровентурия* (*Macroventuria*), *строматогене* (*Stromatogene*).

Род *моноскостром* представлен одним видом — *Monascostroma innumerosa*, который произрастает в странах умеренного климата Европы и Северной Америки на отмерших стеблях различных видов ситника (рис. 136). Псевдотеции этого гриба вначале развиваются под эпидермисом, впоследствии прорывают его. Они почти шаровидные или шаровидно-приплюснутые, черные, диаметром 35—50 (100) мкм.

Род *ветштейнина* включает 20 видов. Наиболее известна из них *Wettsteinina mirabilis*, которая нередко встречается в странах умеренного климата Европы, Азии и Северной Америки. Псевдотеции этого гриба 120—380 мкм. Гриб произрастает на отмерших веточках различных древесных и кустарниковых растений. *W. gigaspora* развивается на отмерших стеблях различных травянистых растений. До настоящего времени он был обнаружен только в Европе.

Род *лептосферулина* насчитывает 6—7 видов. Наиболее известными из них являются *Leptosphae-*

ulina myrtillina (на живых листьях черники) и *L. trifolii* (на живых листьях различных видов клевера и люцерны). Оба гриба достаточно широко распространены в странах умеренного климата Европы и Азии. *L. myrtillina* развивается на живых листьях и ветвях питающего растения и вызывает появление бурых пятен, окруженных пурпурной каймой. Псевдотеции бывают диаметром до 120 мкм. Сумки немногочисленные, широкобулабовидные.

ПОРЯДОК ХЕТОТИРИАЛЬНЫЕ (CHAETOTHYRIALES)

Аскомы — псевдотеции, развивающиеся в ткани питающего растения или поверхностные, одиночные, группами, иногда объединенные в строуму, шаровидные, яйцевидные или линзовидные, черные или светлоокрашенные. Хаматеций образован короткими псевдопарафизами. Сумки цилиндрические, булавовидные или почти грушевидные. Споры эллипсоидальные, обратнойяйцевидные, веретеновидные, бесцветные, желтоватые или бурые, с одним или несколькими поперечными перегородками, иногда муральные. У некоторых видов обнаружены анаморфы, которые представлены гифальными, меланкониевыми или сферопсидными несовершенными грибами.

Среди представителей порядка имеются биотрофы, сапротрофы и эпифиты на самых разнообразных субстратах, в том числе и на растениях. Распространены эти грибы главным образом в тропических и субтропических странах Нового и Старого Света, однако некоторые виды встречаются и в странах умеренного климата.

Порядок хетотириальных включает 8 семейств, из которых рассмотрим семейства хетотириевых и герпотрихиеллевых.

СЕМЕЙСТВО ХЕТОТИРИЕВЫЕ (CHAETOTHYRIACEAE)

Псевдотеции шаровидные или подушковидные, с порусом, иногда со щетинками; мицелий светлый, не астериниоидный. Споры с 2—4 поперечными перегородками, бесцветные или бурые.

В состав семейства хетотириевых входит несколько родов, из которых отметим *хетотириум* (*Chaetothyrium*). Грибы данного семейства встречаются преимущественно в тропических странах Южной Америки. Исключение составляет лишь *Chaetothyrium babingtonii*, развивающийся на живых листьях самшита и рододендрона, распространенный в странах умеренного климата Европы. Мицелий у этого гриба развивается, как правило, на верхней стороне листьев и образует на них небольшие оливковые или черно-бурые налеты. Псевдотеции почти шаровидные, черные, до 200 мкм диаметром, с порусом. Сумки многочисленные.

СЕМЕЙСТВО ГЕРПОТРИХИЕЛЛЕВЫЕ (HERPOTRICHIELLACEAE)

Псевдотеции шаровидные, развиваются на поверхности субстрата или слегка погружены в него своим основанием, у некоторых видов аскомы погружены в строуму. Споры с одним или несколькими поперечными перегородками, у некоторых видов муральные.

Анаморфы герпотрихиеллевых грибов относятся к числу гифомицетов из родов *Cladosporium*, *Exophiala*, *Helicodendron*, *Ramichloidium*, *Rhino-cladiella*.

В состав семейства входит 5 родов, из которых наиболее известен *герпотрихиелла* (*Herpotrichiella*). В этом роде описано 5—6 видов, среди них *H. moravica*, который отмечен в Западной Европе. Этот гриб развивается на отмершей оголенной древесине бука (*Fagus*). Его плодовые тела шаровидные, черные, диаметром до 80—100 мкм, в верхней части их имеются небольшие темно-бурые мицелиальные щетинки. Сумки достаточно многочисленные, на верхнем конце с сильно утолщенной оболочкой. Споры с тремя поперечными перегородками, оливковые.

ПОРЯДОК ПЛЕОСПОРАЛЬНЫЕ (PLEOSPORALES)

Аскомы в виде псевдотециев, гистеротециев или клейстотециев, шаровидные, яйцевидные, грушевидные, конические, щитковидные, черные, мелкие (диаметром до 100 мкм) или достаточно крупные (до 500 мкм), часто с небольшим сосочковидным устьцем и порой, как правило, в центре верхней части, иногда с черными или темно-бурыми мицелиальными щетинками. Хаматеций образован редкими или довольно многочисленными нитевидными псевдопарафизами или дезинтегрированными остатками ткани центра плодового тела. Сумки цилиндрические, булавовидные, реже мешковидные, многочисленные. Споры эллипсоидальные, почти яйцевидные, веретеновидные, вытянуто-цилиндрические, с одной или несколькими, иногда многими поперечными перегородками, часто муральные, бесцветные, желтые, бурые, у некоторых видов на одном или обоих концах со слизистыми придатками. Форма и строение спор у плеоспоральных грибов очень разнообразны (рис. 137) и имеют большое значение для систематики.

Некоторые виды порядка плеоспоральных имеют анаморфу (конидиальное спороношение), которая представлена гифальными, меланкониальными или сферопсидальными несовершенными грибами.

Представители этой группы грибов относятся к числу биотрофов (патогенов), симбиотрофов (лихенообразующих грибов) и сапротрофов.

Порядок плеоспоральных — самая крупная и разнообразная по видовому составу таксономическая группа аскококуломицетов. Эти грибы широко распространены и обильно представлены в самых разнообразных экологических условиях во всех климатических зонах земного шара.

Проблемы систематики плеоспоральных грибов всегда привлекали внимание микологов, особенно активно они разрабатываются в последнее время. В связи с этим положение их в системе аскококуломицетов трактуется по-разному, различно трактуется и таксономический ранг этой группы, а также ее объем.

Некоторые авторы, например Мюллер и Аркс, рассматривают плеоспоровые грибы в

качестве семейства, другие — в качестве порядка. Барр придерживается последней точки зрения и выделяет в порядке 17 семейств. Именно эту систему мы и приняли здесь за основу, однако несколько видоизменили ее с целью сближения с другими классификационными схемами. В частности, мы включаем в семейство *плеоспоровых* (Pleosporaceae), которое является центральным в рассматриваемом порядке, семейства Leptosphaeriaceae, Pyrenophoraceae, Cucurbitariaceae, Phaeosphaeriaceae и Pleomassariaceae. В семейство плеоспоровых здесь включаются и роды Byssosphaeria, Caryospora, Didymella, Didymosphaeria, Fenestella, Karstenula, Keissleriella, Lojkania, Massaria, Melanoma, Platistomum, Pseudotrichia и др., которые Барр помещает в порядок Melanomatales. Мы его не принимаем, поскольку все включенные в него представители аскококуломицетов должны быть включены в состав других порядков. Таким образом, семейство плеоспоровых трактуется нами в том объеме, каким его понимали Мюллер и Аркс.

СЕМЕЙСТВО ПЛЕОСПОРОВЫЕ (PLEOSPORACEAE)

Псевдотеции плеоспоровых грибов обычно шаровидно-приплюснутые, реже почти шаровидные, черные, с порусом. Сумки их многочисленные, булавовидные, между сумками сохраняются остатки ткани центра плодового тела, которые приобретают нитевидную форму и называются псевдопарафизами. Споры с одной или несколькими поперечными, а иногда и с продольными перегородками. У представителей отдельных родов споры имеют слизистые придатки.

Семейство плеоспоровых — самое крупное в порядке (по данным Мюллера и Аркса, в нем 77 родов). Наиболее богатыми по видовому составу среди них являются *лептосферия* (Leptosphaeria) — более 400—500 описанных видов, *плеоспора* (Pleospora) — свыше 400, *дидимосферия* (Didymosphaeria) — около 50, *кукурбитария* (Cucurbitaria) — 30—40 видов.

Подавляющее большинство видов лептосферии развиваются на отмерших частях (стеблях и веточках) различных травянистых растений. В результате жизнедеятельности грибов рода лептосферия происходит разложение травянистых остатков. Представители этого рода встречаются в самых разнообразных экосистемах во всех климатических зонах земного шара. В связи с этим они имеют немалое значение в жизни соответствующих растительных сообществ и биогеоценозов в целом, так как способствуют частичной минерализации остатков травянистых растений (рис. 138).

Грибы этого рода изучены все еще весьма неполно. Поэтому сделать какие-либо выводы в отношении географии видов лептосферии пока не представляется возможным. Однако можно предпола-

гать, что многие виды рода распространены очень широко и встречаются в различных частях Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки, Австралии. К числу наиболее распространенных относятся следующие виды:

Leptosphaeria acuta — гриб, развивающийся на отмерших стеблях травянистых растений, чаще на стеблях крапивы (*Urtica*). Встречается он в различных частях Европы, Азии и Северной Америки; сведений о его распространении в странах южного полушария пока нет, но, очевидно, и там он распространен столь же широко. Плодовые тела (псевдотеции) у *L. acuta* малочисленные, располагающиеся группами, нередко довольно тесно сгруппированные, чечевицеобразные, черные.

L. dolium развивается на отмерших стеблях различных травянистых растений, чаще на стеблях дудника (*Angelica*). Этот гриб также широко распространен в различных странах северного полушария. Псевдотеции *L. dolium* обычно более или менее сгруппированные, почти чечевицеобразные.

В цикл развития некоторых представителей рода лептосферия входит конидиальная стадия. Например, несовершенная стадия гриба *L. acuta* — гриб *Phoma acuta*; у *L. dolium* — *Phoma herbarum*; у *L. vagabunda* — *Coniothyrium vagabundum*.

Многие авторы (Холм, Леухтманн, Барр) выделяют из рода лептосферия роды *феосферия* (Phaeosphaeria), *парафеосферия* (Paraphaeosphaeria) и некоторые другие. Виды этих грибов — сапротрофы, они широко распространены в разных условиях в Европе, Азии, Северной и Южной Америке и встречаются на различных частях отмерших травянистых растений. Среди них наиболее известны *Phaeosphaeria culmorum* и *Ph. eustoma* — на отмерших стеблях различных злаков (Poaceae), *Ph. caricicola* — на отмерших стеблях осок (*Carex*), *Ph. lindii* — на отмерших стеблях хвоща (*Equisetum*), *Ph. salebricola* — на отмерших листьях и стеблях различных видов гвоздичных (Caryophyllaceae), *Paraphaeosphaeria michotii* — на отмерших листьях и стеблях различных злаков (Poaceae), *P. vectis* — на отмерших листьях и стеблях ириса (*Iris*) и т. д.

Род дидимосферия (*Didymosphaeria*) объединяет около 50 видов, которые широко распространены в различных географических зонах земного шара. Представители данного рода развиваются на отмерших частях травянистых растений (*Didymosphaeria conoidea*, *D. minuta*) и веточках древесных и кустарниковых растений (*D. acerina*), на лишайниках (рис. 139).

Наиболее распространенный вид — *D. diplospora*. Он развивается на отмерших веточках различных древесных и кустарниковых растений, особенно часто на малине. Псевдотеции его многочисленные, тесно сгруппированные, срастающиеся и объединенные друг с другом хорошо развитым мигриальным сплетением. Отдельные плодовые те-

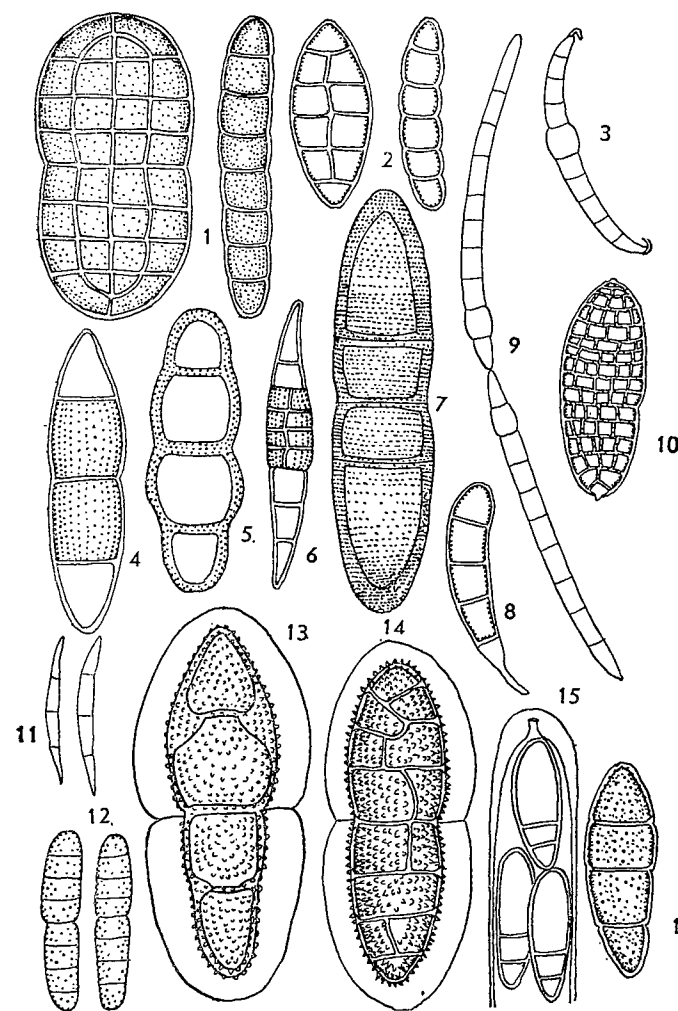


Рис. 137. Споры грибов семейства плеоспоровых (Pleosporaceae):

1 — *Clathrospora triceptata*; 2 — *Comoclathris planispora*; 3 — *Nodulosphaeria derosa*; 4 — *Stuartella formosa*; 5 — *Asteromassaria macrospora*; 6 — *Heptamera obesa*; 7 — *Massaria inquinans*; 8 — *Rebentischia uncaudata*; 9 — *Ophiobolus acuminatus*; 10 — *Fenestella princeps*; 11 — *Rosenscheldia paraguayana*; 12 — *Gibberidea visci*; 13 — *Stigmatomassaria pupula*; 14 — *Pleomassaria siparia*; 15 — апикулярная часть сумок со спорами *Buergenerula bisetata*; 16 — *Muellerites juniperi*.

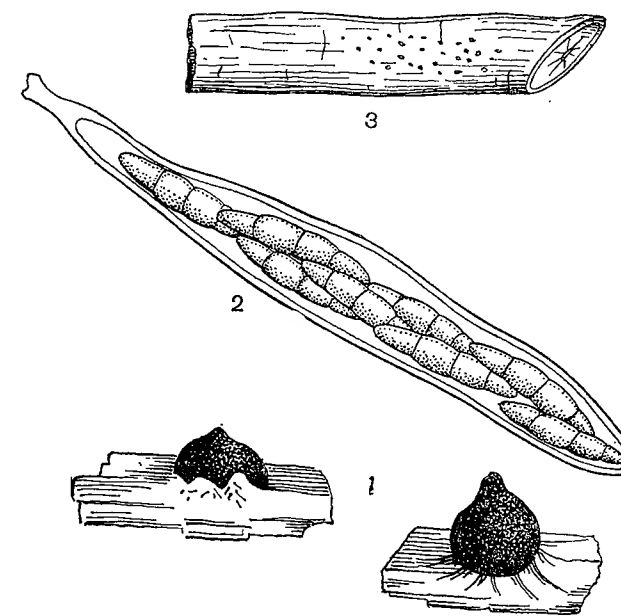


Рис. 138. Лептосферия (*Leptosphaeria vagabunda*): 1 — псевдотеции; 2 — сумка со спорами; 3 — стебель питающего растения с псевдотециями.

ла черные, шаровидно-приплюснутые, диаметром до 500 мкм, с хорошо выраженным порусом.

Некоторые представители рода дидимосферия имеют конидиальную стадию, однако выявлена она лишь у очень немногих видов. В частности, установлено, что в цикл развития *D. diplospora* входит *Diplodia rubi*.

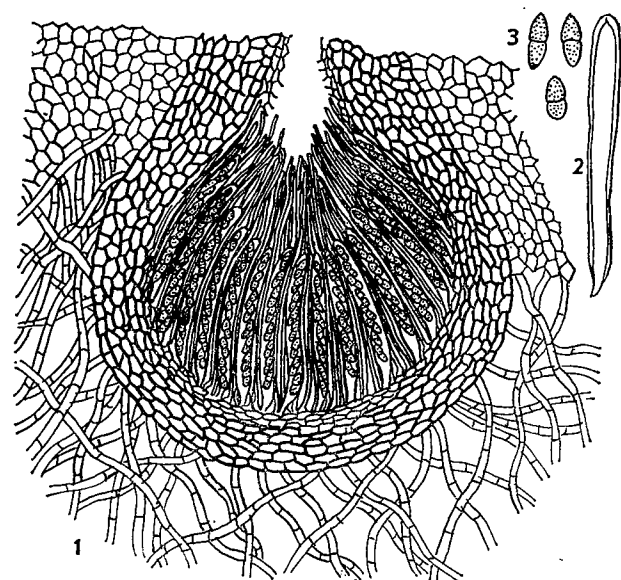


Рис. 139. Дидимосферия (*Didymosphaeria peltigerae*): 1 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; 2 — сумка; 3 — споры.

Все грибы рода дидимосферия — сапротрофы, способствующие разложению растительных остатков.

Род *дидимелла* (*Didymella*) объединяет более 50 видов. Некоторые представители этого рода — паразиты (главным образом в конидиальной стадии) и наносят вред сельскохозяйственным растениям. Наиболее распространены *D. arplanata* (на малине), *D. bryoniae* (на огурцах, дынях, арбузах и тыквах), *D. cannabis* (на конопле), *D. exigua* (на различных травянистых растениях), *D. fenpica* (на липе), *D. pinodes* (на горохе, вики и других бобовых), *D. proximella* (на осоке), *D. quercina* (на дубе), *D. rabiei* (на нуте).

D. bryoniae относятся к числу довольно распространенных паразитов, главным образом огурцов. Болезнь, вызываемая им, особенно сильно распространена в оранжевых. Плодовые тела этого гриба имеют чечевицеобразную форму, черные, диаметром 200—220 мкм.

В цикл развития этого гриба входит несовершенная стадия *Ascochyta cuscumeris*. Гриб развивается на живых частях питающего растения и тем самым вызывает их порчу, а впоследствии и загнивание.

D. pinodes также относится к числу весьма распространенных. Этот гриб вызывает довольно опасное заболевание гороха, которое по названию его конидиальной стадии (*Ascochyta pinodes*) носит название аскохитоз гороха. Болезнь поражает все надземные органы растения-хозяина. На листьях появляются желтоватые пятна, которые впоследствии буреют. В пятнах развивается конидиальное спороношение *Ascochyta pinodes*. На стеблях пятна такие же, но вытянутые. На бобах пятна коричневые. Семена, развивающиеся на заболевших растениях, щуплые, с бурыми пятнами. Аскохитоз передается главным образом с семенами, в которых инфекционное начало — мицелий гриба, сохраняется во внутренних тканях. Гриб может перезимовывать и на растительных остатках, т. е. на отмерших стеблях и листьях.

Аскохитоз гороха развивается наиболее сильно во влажные годы. Помимо гороха, гриб поражает и некоторые другие бобовые растения.

Для борьбы с аскохитозом гороха используют протравливание семян. Чрезвычайно важно для профилактики заболевания уничтожать растительные остатки.

D. rabiei — возбудитель заболевания нута, которое также называется — аскохитоз. Эта болезнь описана в Болгарии И. Х. Ковачевски и м. Болезнь широко распространена во всех районах возделывания нута.

Плодовые тела гриба *D. rabiei* рассеяны по всей поверхности пораженных листьев и располагаются группами. Они чечевицеобразные, темно-бурные.

Помимо сумчатого спороношения в цикл развития гриба входит конидиальная стадия, которая представлена грибом *Ascochyta rabiei*. Этот гриб зимует в виде псевдотецьев, споры в которых, как правило, созревают весной и служат таким образом источником первичного заражения нута. Конидиальная стадия способствует массовому летнему распространению гриба. Особого развития заболевание достигает во влажные, дождливые годы.

В результате поражения грибом на листьях нута появляются округлые светло-коричневые пятна, окруженные более темной каймой. В них и развиваются плодовые тела сумчатого и конидиального спороношения.

Для борьбы с аскохитозом нута необходимо убирать и уничтожать растительные остатки, а также закапывать их. В результате этого листья и стебли гороха под слоем почвы сгнивают, а вместе с ними гибнет и возбудитель болезни.

Род *плеоспора* (*Pleospora*) объединяет свыше 400 видов, которые встречаются в разных климатических зонах земного шара. Грибы рода *Pleospora* развиваются на отмерших частях травянистых (реже древесных) растений и способствуют их частичной или полной минерализации. Из представителей этого рода наиболее распространены следующие виды.

Pleospora herbarum (рис. 140) развивается на различных травянистых растениях, чаще на двудольных. Данный гриб встречается в самых различных странах северного полушария. Псевдотецции его чечевицеобразные или шаровидно-приплюснутые, черные, диаметром до 500 мкм.

P. vulgaris обитает на разнообразных травянистых растениях и очень широко распространен в разных частях Европы, Азии и Северной Америки. Псевдотецции чечевицеобразные, черные, диаметром до 250—400 мкм.

В цикл развития некоторых представителей рода *плеоспора*, помимо сумчатой, входит также конидиальная стадия.

Грибы рода *плеоспора* очень распространены, поэтому среди аскомицетов этот род в настоящее время изучен лучше других. Это прежде всего относится к его систематике и географическому распространению отдельных видов.

Говорить о географии микроскопических грибов вообще и представителей рассматриваемого рода в частности пока весьма трудно. Причиной этого является недостаточность литературных сведений по данному вопросу, а также скудность гербарного материала. Вообще микологические работы, посвященные географии аскомицетов, в настоящее время весьма редки. Особую ценность поэтому представляют исследования американского миколога Вемеера, хотя они, безусловно, еще предварительны. Вемеер разделил представителей рода *плеоспора* на следующие

географические группы: субарктические виды; альпийские виды (встречающиеся в высокогорных районах Альп и других горных систем Европы); ближневосточные виды, распространенные в горных районах Балкан и Малой Азии; виды прибрежных районов Тихоокеанского побережья Северной Америки; виды горных районов центральной части Северной Америки, т. е. района Скалистых гор; виды низменных областей.

В отношении специализации виды *плеоспора* подразделяются на несколько групп. К первой группе относятся виды, развивающиеся преимущественно на двудольных растениях: *P. ambigua*, *P. chlamydospora* и др. Ко второй — виды, встречающиеся на древесных растениях: *P. chamaeropsis*, *P. laricina*. К третьей — виды, характерные в основном для однодольных растений: *P. alismatis*, *P. gigantea* и др. Некоторые из них (*P. raetica*) приурочены преимущественно к злакам; другие (*P. valesiaca*) — к осокам; третьи (*P. infernalis*) — к другим однодольным.

Среди представителей рода *Pleospora*, развивающихся на однодольных растениях, имеются и более специализированные виды. Например, *P. pulchra* и *P. thurgoviana* до сих пор были найдены лишь на видах *Typha*.

К роду *плеоспора* чрезвычайно близок род *пиренофора* (*Pyrrenophora*), представители которого отличаются от видов первого рода лишь наличием черных или черно-бурых щетинок, которые развиваются на поверхности псевдотецьев. В нашей стране распространены *Pyrrenophora chrysanthemi*, *P. comata* и др.

Некоторые виды рода *пиренофора* имеют конидиальную стадию. Так, например, установлено, что в цикл развития *P. trichostoma* входит *Helminthosporium* sp.

К роду *плеоспора* весьма близок род *кукурбитария* (*Cucurbitaria*), который характеризуется тем, что отдельные псевдотецции у его представителей объединены в строуму. Наиболее характерны для этого рода виды *C. saganae* (на отмерших веточках караганныка, рис. 141), *C. alongata* (на веточках различных акаций), *C. occulta* (на веточках различных шиповников), *C. rhamnii* (на веточках крушины), *C. ribis* (на веточках смородины).

В цикл развития некоторых представителей рода *Cucurbitaria* входят несовершенные стадии.

Грибы рода *кукурбитария* развиваются на отмерших веточках различных древесных и кустарниковых растений, способствуя их частичной минерализации.

Род *офиоболус* (*Ophiobolus*) объединяет небольшое число видов. Грибы этого рода развиваются на отмерших стеблях и листьях преимущественно травянистых растений; реже — на листьях древесных и кустарниковых растений. Есть среди них и паразиты.

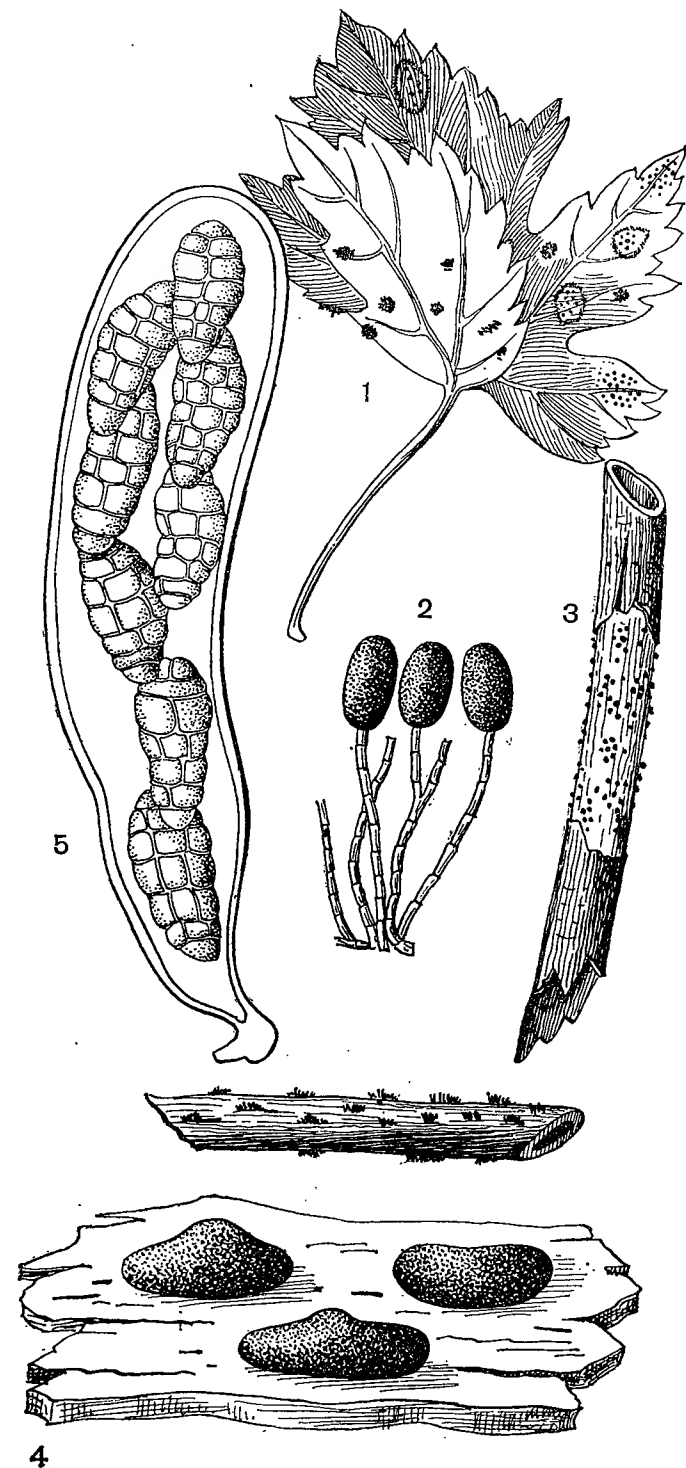


Рис. 140. Плеоспора травяная (*Pleospora herbarum*): 1 — лист питающего растения, пораженный грибом в конидиальной стадии; 2 — конидиеносцы с конидиями гриба; 3 — стебель питающего растения с плодовыми телами гриба в сумчатой стадии; 4 — сумка со спорами.

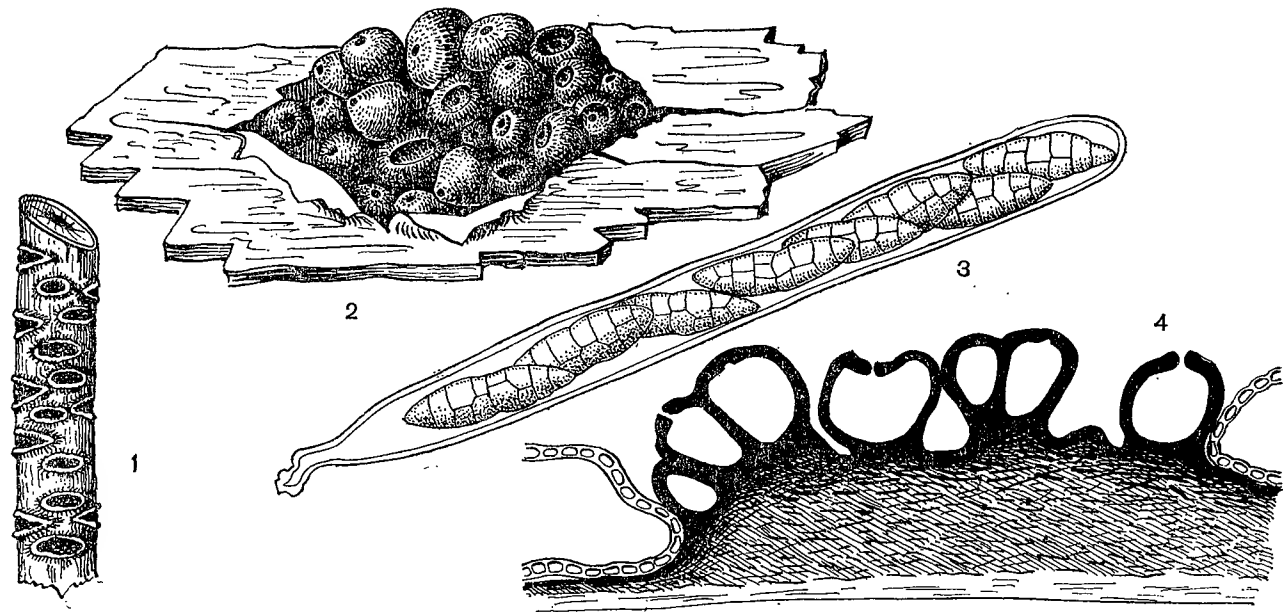


Рис. 141. Кукурбитария караганы (*Cucurbitaria caraganae*):

1 — ветвь питающего растения с плодовыми телами; 2 — плодовые тела; 3 — сумка со спорами; 4 — поперечный разрез стромы и плодовых тел.

Широко распространенные в нашей стране и в сопредельных странах Европы и Азии грибы рода *офиоболус* произрастают на травянистых растениях (*Ophiobolus fruticum*, *O. graminis* и др.): на листьях кустарниковых растений обнаружены *O. porphyrogonus* и *O. vulgaris*.

Большинство видов рода *офиоболус* — полифаги, т. е. грибы, малоспецифичные в отношении субстрата, на котором они развиваются. Однако некоторая специализация у них, по видимому, есть. Такие грибы, как *O. graminis*, встречаются только на злаках; *O. affinis* и *O. ulporogus* — только на представителях губоцветных растений; *O. rudis* и *O. fruticum* — на бобовых (рис. 142).

Некоторые представители этого рода специализированы еще больше. Так, *O. erythrorporus* до сих пор был обнаружен только на крапиве; *O. origani* — только на душице.

У целого ряда других видов круг питающих растений, наоборот, очень широк. Например, *O. bardanae* встречается на различных зонтичных и сложноцветных растениях, а *O. rubellus* — вообще на самых разнообразных травянистых растениях. В связи с этим *O. rubellus*, вероятно, является одним из самых распространенных. Это гриб был найден на представителях 58 родов цветковых растений. Но чаще данный гриб можно найти на ангелике, лопухе, борщевнике. Более того, гриб был зарегистрирован на отмерших листьях некоторых древесных и кустарниковых пород (хотя последнее обстоятельство, возможно, случайно). *O. rubellus*

был зарегистрирован почти во всех странах Европы, во многих странах Азии, а также в США и Канаде.

Плодовые тела (псевдотеции) *O. rubellus* обычно более или менее скученные, сильно уплотненные, черные, диаметром 300—350 мкм, с хорошо выраженным сосочковидным устьем. Споры нитевидные.

У некоторых грибов рода *офиоболус* в цикл развития входят несовершенные стадии. Так, например, конидиальной стадией у *O. herpotrichus* является *Acremonium alternatum*, у *O. rudis* — *Phoma rudis*.

Отдельные представители рассматриваемого рода, например *офиоболус злаковый* (*O. graminis*), — паразиты, наносят ущерб сельскохозяйственным растениям (табл. 20).

Болезнь, вызываемая *офиоболусом* злаковым, проявляется в отмирании продуктивных стеблей злаков. Зараженные растения, как правило, слабо кустятся. При раннем заражении зерно вообще не образуется. При более позднем заражении оно становится щуплым. Корни пораженных растений темнеют и загнивают, основание стебля чернеет — на них и развиваются плодовые тела гриба. Гриб из года в год сохраняется на отмерших растительных остатках. Он поражает главным образом пшеницу, однако встречается и на ячмене; из дикорастущих злаков особенно часто паразитирует на пырее.

Для борьбы с данным заболеванием очень эффективны мероприятия, повышающие жизнедеятельность микроорганизмов, которые способст-

вуют разложению растительных остатков и гибели этого гриба: своевременное лущение стерни, зяблевая вспашка, внесение удобрений. Полезно также проводить борьбу с сорняками (особенно с пыреем ползучим), которые служат резервуарами инфекции.

СЕМЕЙСТВО ВЕНТУРИЕВЫЕ (VENTURIACEAE)

Псевдотеции грибов этого семейства черные, шаровидные или шаровидно-приплюснутые, с порусом. Сумки булабовидные, между сумками имеются псевдопарафизы. Споры оливково-бурые или буроватые, изредка почти бесцветные, с одной перегородкой. Многие виды данного семейства имеют конидиальную стадию, которая представлена видами родов *фузикладидум* (*Fusicladium*), *спилоцея* (*Spilosea*) и др.

В семейство вентуриевых входит значительное количество родов. Наиболее распространены из них *стигматея* (*Stigmatea*), *вентурия* (*Venturia*), *гиббера* (*Gibbera*). Грибы этих родов, как и других, входящих в состав семейства, распространены в разных частях Европы, Азии и Северной Америки. О распространении их в других частях земного шара сведений очень мало.

Род *вентурия* объединяет около 50—60 видов, многие из которых широко распространены в различных географических зонах земного шара, особенно в северном полушарии.

Наибольший интерес представляет *вентурия*, паразитирующая на яблоне (*Venturia inaequalis*). Она поражает листья, побеги и плоды яблони, как культурных сортов, так и дикорастущих видов (табл. 20).

Вызываемое этим грибом заболевание называется паршой. Плодовые тела (псевдотеции) паразита располагаются группами. По форме (рис. 143) они почти шаровидные или грушевидные, диаметром до 160 мкм.

Помимо сумчатого спороношения гриб *V. inaequalis* имеет конидиальное — *Fusicladium dendriticum*. Оно развивается на живых частях питающего растения и наносит ему в ряде случаев большой вред. Особенно значительный урон гриб причиняет плодам. Конидиальная стадия гриба за лето может дать до 8—10 генераций, в результате чего происходит массовое распространение болезни. Что же касается сумчатого спороношения, то оно развивается на опавших листьях питающего растения весной следующего года и служит источником первичного заражения растений. Таким образом, эта стадия зимующая.

В нашей стране встречаются две специализированные формы *V. inaequalis*: одна из них европейская и приурочена к сортам яблони, возделываемым в европейской части нашей страны; вторая — азиатская, приурочена к дикорастущим видам яблони, произрастающим в горных районах Средней Азии и Казахстана. Культурные

сорта яблонь почти совершенно не страдают от последней формы парши.

Главное в борьбе с паршой — уничтожение источников инфекции, которыми являются пораженные грибом листья яблони. Распространены также химические методы борьбы с данным заболеванием.

Чрезвычайно близок с рассмотренным видом другой — *вентурия* на груше (*Venturia pirina*) с конидиальной стадией *Fusicladium pirinum*,

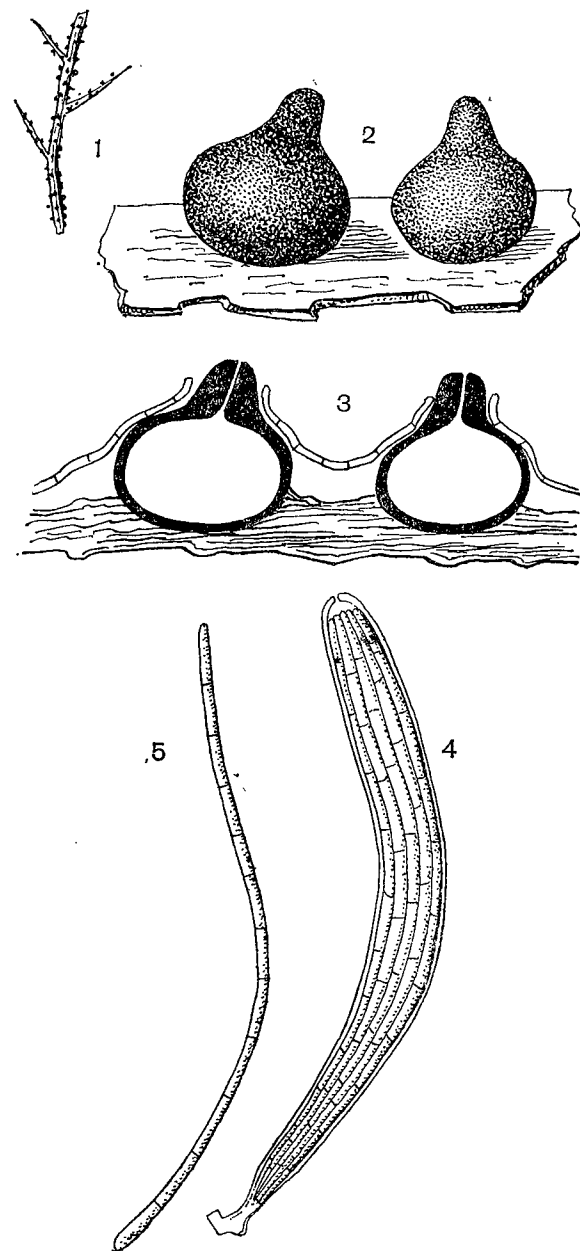


Рис. 142. Офиоболус фрутикум (*Ophiobolus fruticum*):

1 — стебель питающего растения с плодовыми телами; 2 — плодовые тела; 3 — поперечный разрез плодовых тел; 4 — сумка со спорами; 5 — спора.

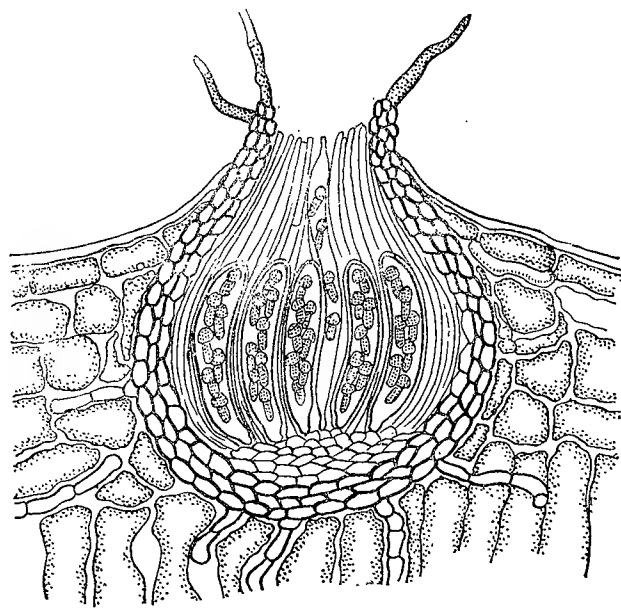


Рис. 143. Вентурия на яблоне (*Venturia inaequalis*). Поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами.

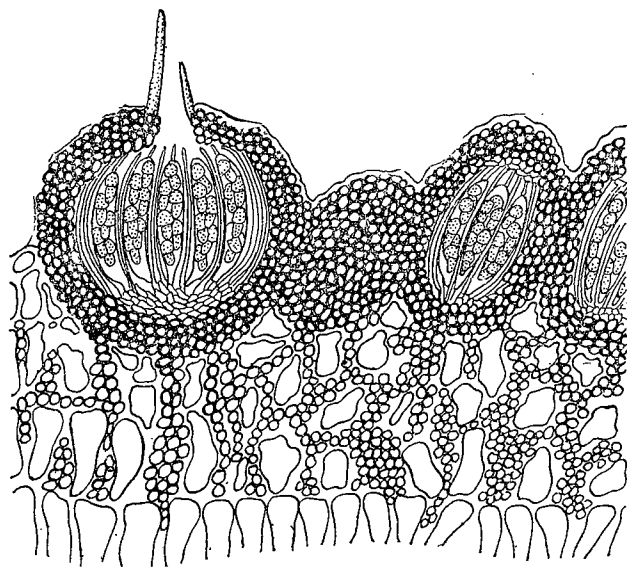


Рис. 144. Стигматея конферта (*Stigmatea conferta*). Поперечный разрез псевдотеций с сумками и спорами.

который вызывает широко распространенное заболевание — паршу груши. Симптомы болезни сходны с паршой яблони. Меры борьбы с болезнью те же.

Из рода вентурия следует также отметить *Venturia tremulae*, которая развивается на молодых побегах и листьях осины. Псевдотеции этого гриба располагаются на нижней и верхней стороне листьев, черные, почти шаровидные, диаметром 150—250 мкм, с бурными щетинками.

Рассматриваемый гриб довольно широко распространен в Архангельской, Ленинградской и Мурманской областях, а также в центральных районах европейской части СССР, встречается он в Карелии, Прибалтике, Сибири, Казахстане и на Камчатке.

Гриб зимует либо в виде внутритканного мицелия, либо в виде псевдотеций. На перезимовавшем мицелии весной развивается конидиальное спороношение, представленное грибом *Pollaccia radiosa*. Споры этого гриба вызывают заражение листьев и молодых побегов осины. В это же время созревают аскоспоры, развивающиеся в перезимовавших псевдотециях, которые также поражают листья и побеги питающего растения. В результате поражения на листьях появляются грязно-серые неправильной формы пятна. По мере развития пятна сливаются. В центре этих пятен развивается темнооливковое плодоншение гриба *Pollaccia radiosa*. За лето гриб дает несколько генераций, что способствует массовому его распространению. Пораженные листья и побеги отмирают.

Меры борьбы с паршой осины сводятся в основ-

ном к уничтожению растительных остатков как источников инфекции. Используется также опрыскивание пораженных растений бордоской жидкостью.

Род стигматея содержит примерно 20 видов. Псевдотеции видов данного рода развиваются группами, тесно скучены, нередко срастаются друг с другом боковыми стенками и погружены в довольно плотное мицелиальное сплетение, в результате чего развивается стромоподобное образование — псевдострома. Представители этого рода довольно широко распространены в различных странах земного шара. Подавляющее большинство видов стигматеи развивается на живых листьях дикорастущих растений.

Очень широко распространены *Stigmatea conferta* (на листьях голубики, рис. 144), *S. mespili* (на листьях груши), *S. robertiani* (на листьях герани).

У гриба *S. conferta* отдельные плодовые тела, черные, почти шаровидные или яйцевидные, диаметром 120—200 мкм, с черными щетинками.

Род гиббера объединяет около 25 видов. Псевдотеции этих грибов почти шаровидные или яйцевидные, развивающиеся группами на достаточно хорошо развитом плотном мицелиальном сплетении, выступающем через разрывы покровной ткани питающего растения. Грибы рода гиббера относятся к числу достаточно распространенных и известны из различных стран земного шара. В Европе и других частях северного полушария довольно часто встречаются *Gibbera elegantula*, *G. myrtilli*, *G. niesslii*, *G. vaccinii*; в тропической части Азии — *G. pseudotthia*, *G. ramakrishmani*;

в Северной Америке — *G. pulchella*, *G. symphoricarpi*; в тропической части Южной Америки — *G. caespitosa*.

G. vaccinii развивается на живых веточках брусники в различных странах Европы и Северной Америки. Псевдотеции скученные; отдельные плодовые тела почти шаровидные, черные, диаметром до 80 мкм. Строма представлена в виде черной корочки, достигающей 300 мкм (рис. 145). Конидиальной стадией его является несовершенный гриб *Helminthosporium vaccinii*.

СЕМЕЙСТВО БОТРИОСФЕРИЕВЫЕ (BOTRYOSPHERIACEAE)

Аскомы в виде псевдотеций, развивающиеся под покровными тканями питающего растения, впоследствии прорывающиеся, одиночные или группами, иногда погруженные в строму, шаровидные или почти яйцевидные, черные, на верхнем конце с округлой порой. Сумки булавовидные или широкоцилиндрические, достаточно многочисленные. Споры почти яйцевидные или эллипсоидальные, бесцветные, светло- или темно-бурые, одноклеточные или с 1—3 поперечными перегородками.

У ряда видов ботриосфериевых грибов имеются анаморфы, относящиеся к целомицетам из родов *Colletotrichella*, *Fusicoccum*, *Kabatia*, *Placosphaeria*, *Selenophoma*.

Представители семейства ботриосфериевых в трофическом отношении относятся к биотрофам и сапротрофам. Они широко распространены и

встречаются в различных климатических зонах земного шара.

В состав семейства ботриосфериевых входят роды *ботриосферия* (*Botryosphaeria*), *доидотея* (*Dothidottea*), *гиньярдия* (*Guignardia*-*Discochora*), *гомостегия* (*Homostegia*).

Из грибов рода ботриосферия можно особо отметить *Botryosphaeria dothidea*, *B. festucae*, *B. foliorum*. Первый из этих видов развивается на ветвях древесных растений, второй — на отмерших листьях и стеблях различных злаков, третий — на ветвях тиса.

В странах умеренного климата, в частности в Европе, довольно широко распространена *B. dothidea*. Псевдострома этого гриба имеет вид черных, округлых или эллиптических корочек, шириной до 1,5 см. Псевдотеции многочисленные, собранные в небольшие группы, черные, погруженные в бурую ткань стромы, почти шаровидные, диаметром до 250 мкм.

Род гиньярдия насчитывает более 40 видов грибов, некоторые из них — серьезные паразиты высших растений. Из видов, широко распространенных в странах умеренного климата Европы, Азии и Америки, можно упомянуть *Guignardia carpinea* (на отмерших листьях граба), *G. angulata* (на отмерших листьях барбариса), *G. socia* (на отмерших листьях лимона), *G. alnea* (на отмерших листьях ольхи) и др.

Особый интерес представляет *G. bidwellii*, которая поражает ягоды винограда (черная гниль). Болезнь начинается с появления светло-бурых пятен, окруженных темной каймой. За-

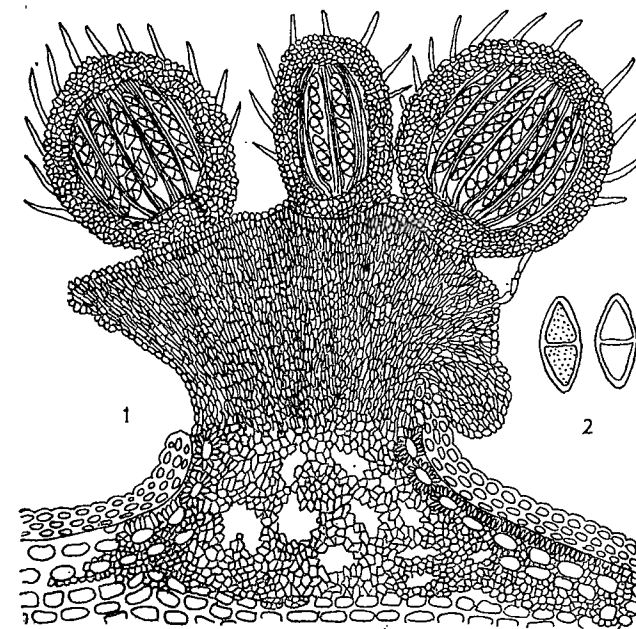


Рис. 145. Гиббера брусники (*Gibbera vaccinii*): 1 — поперечный разрез стромы и псевдотеций с сумками и спорами; 2 — споры.

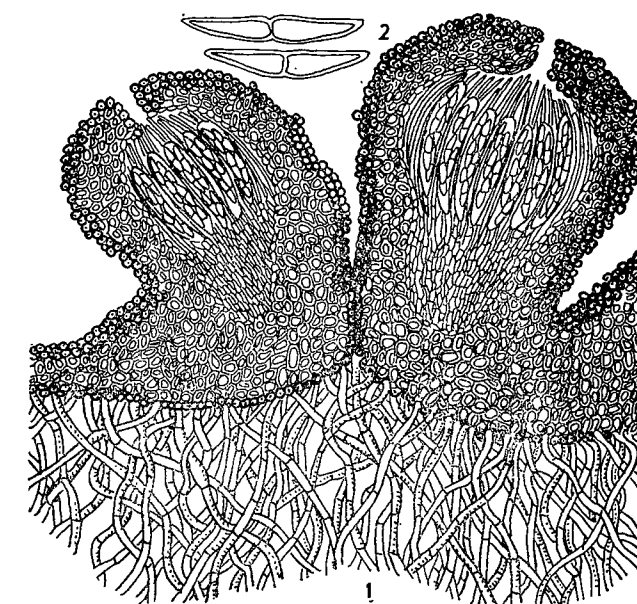


Рис. 146. Глонниум стеллатум (*Glonium stellatum*): 1 — поперечный разрез стромы и псевдотеций с сумками и спорами; 2 — споры.

БАЗИДИОМИЦЕТЫ

BASIDIOMYCETES

тем ягоды чернеют или становятся темно-фиолетовыми, сморщиваются и опадают. Кроме плодов, этот гриб поражает и листья, на которых развивается его конидиальная стадия — *Phyllosticta bidwellii*. Осенью на тех же листьях возникают склеротии, а весной — сумчатая стадия гриба.

СЕМЕЙСТВО ГИСТЕРИЕВЫЕ (HYSTERIACEAE)

Аскомы — типичные гистеротеции, развивающиеся в тканях питающего растения, или поверхностные, эллипсоидальные или вытянуто-ладьевидные, черные, открывающиеся продольной щелью. Хаматеций образован достаточно многочисленными псевдопарафизами. Сумки булавовидные или цилиндрические, многочисленные. Споры эллипсоидальные, почти яйцевидные, булавовидные или веретеновидные, бесцветные или светло-бурые, с одной или несколькими перегородками или муральные.

У некоторых видов имеются анаморфы, которые представлены гифо- или целомицетами из родов *Coniosporium*, *Septonema*, *Sphaeronema*, *Sporidesmium*.

Представители семейства гистериевых относятся к числу сапротрофов на различных древесных растительных остатках. Они широко распространены во всех климатических зонах земного шара.

В состав семейства входят роды *глониум* (*Gloni-*

um), *глониопсис* (*Gloniopsis*), *хистериум* (*Hysterium*), *хистерографиум* (*Hysterographium*), *псилоглониум* (*Psiloglonium*). Наиболее распространены виды глониума, хистериума и хистерографиума.

Род глониум объединяет около 10 видов. Большинство из них распространено в странах теплого климата, однако некоторые виды характерны для стран умеренного климата. На территории СССР, в частности, встречается *Glonium stellatum* (рис. 146). Этот гриб развивается на гнилой древесине.

В род хистериум входит около 10 видов, распространенных главным образом в странах тропического климата. В странах умеренного климата (в частности, в СССР) встречаются грибы, произрастающие на отмершей древесине различных древесных растений. Чаще других в нашей стране встречается *Hysterium angustatum*. Этот гриб развивается на древесине различных древесных и кустарниковых растений.

В род хистерографиум входят 4 вида, которые встречаются в самых разнообразных климатических зонах земного шара. Они развиваются на древесине различных древесных и кустарниковых растений. В нашей стране нередко встречаются *Hysterographium biforme*, *H. curvatum*, *H. elongatum*, *H. fraxini*, особенно часто последний. Он развивается на древесине ясеня.

Базидиомицеты — высшие грибы с многоклеточным мицелием. К ним относятся около 30 тыс. видов (и микроскопические грибы, и грибы с крупными плодовыми телами). Среди этих грибов есть паразиты растений (например, широко распространенные и очень опасные для сельскохозяйственных растений головневые и ржавчинные грибы), многочисленные почвенные сапротрофы — хорошо всем известные шляпочные грибы (например, шампиньоны, навозники). К базидиомицетам относятся и микоризообразующие шляпочные грибы, которые успешно развиваются только в тесном контакте с корнями древесных растений (например, белый, подберезовик, подосиновик и многие другие лесные грибы). Есть среди базидиальных грибов и сапротрофы на древесине — это многочисленные трутовики, активные разрушители древесины и валежника.

Половое спороношение у них — б а з и д и о с п о р ы, т. е. экзогенные споры на особых выростах — б а з и д и я х (рис. 147). Такая базидия закладывается из двухъядерных клеток. Половых органов нет. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспоры и состоящего из одноядерных клеток. У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталлических, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: + и — (рис. 148). При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — д и к а р и о н ы, которые затем делятся синхронно. Такой дикариотичный мицелий (с двухъядерными клетками), пронизывая субстрат (почву, древесину, стебли и листья растений-хозяев), может существовать длительное время. У некоторых базидиальных грибов, например у трутовиков, растущих на деревьях, или у лесных шляпочных грибов, мицелий многолетний.

На концах дикариотичных гиф из двухъядерных клеток образуются базидии. На базидии развиваются 2—4 базидиоспоры, сидящие на маленьких шипообразных выростах базидии — с т е р и г м а х. Дикариотичный мицелий у большинства видов базидиальных грибов ха-

рактеризуется наличием пряжек, особых клеточек у поперечной перегородки клеток мицелия. Базидии с базидиоспорами могут возникать прямо на мицелии. Но у большинства базидиомицетов они образуются на плодовых телах или внутри них.

Рассеивание базидиоспор происходит путем их активного отбрасывания. В основе этого лежит повышение в самой базидии внутриклеточного давления в результате гидролиза гликогена. Процесс гидролиза сопровождается притоком в базидию воды, в результате чего и повышается в ней давление. Оно передается к базидиоспоре через узкий канал стеригмы, что значительно его ослабляет. В результате зрелая базидиоспора получает незначительный толчок при отбрасывании и отлетает всего на несколько десятых миллиметра. В дальнейшем она подхватывается токами воздуха. При массовом отбрасывании базидиоспор у шляпочных грибов и трутовиков часто часть этих спор заносится на поверхность шляпки, и тогда можно наблюдать, как какая-либо часть шляпки, например у красной сыроежки, покрыта белым бархатистым налетом ее базидиоспор, а сероватая, например, шляпка шампиньона покрыта таким же бархатистым налетом шоколадно-коричневых базидиоспор. В закрытых плодовых телах (у гастеромицетов) базидиоспоры не отбрасываются так активно. Они освобождаются в результате разрушения базидий и общей оболочки плодового тела, а затем разносятся токами воздуха.

Плодовые тела сложены из дикариотичного мицелия. Следовательно, в цикле развития базидиальных грибов преобладает дикариотичный мицелий (рис. 148).

Гаплоидная фаза короткая: базидиоспоры и мицелий, выросший из нее и существующий недолго. К о н и д и а л ь н ы е с п о р о н о ш е н и я (бесполое размножение) у базидиальных грибов встречаются редко. Плодовые тела базидиомицетов различны по форме и консистенции. Они могут быть паутинистыми, рыхлыми, плотно-войлочными, кожистыми, деревянистыми, мягкомясистыми, могут иметь форму пленок, корочек, могут быть копытообразными или состоять из шляпки и ножки.

Спороносный слой плодового тела — г и м е н и й — располагается у более примитивных

видов на верхней стороне плодовых тел, а у более высокоорганизованных — на нижней. Гимений базидиальных грибов состоит из базидий с базидиоспорами и парафиз. У некоторых видов в гимении находятся цистиды — крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем.

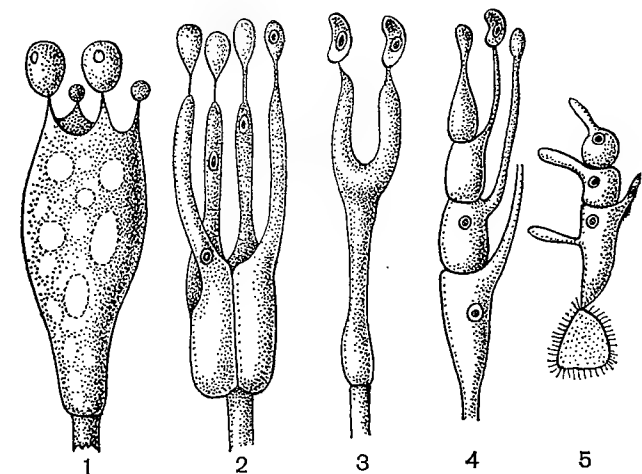


Рис. 147. Типы базидий: 1 — холобазидия; 2—4 — гетеробазидии; 5 — телиобазидия, или фрагмобазидия.

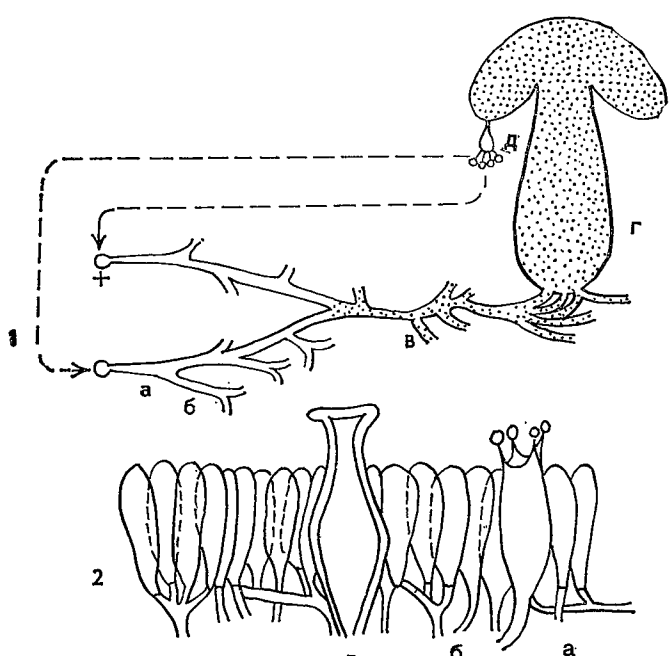


Рис. 148. Развитие базидиальных грибов: 1 — цикл развития шляпочного базидиального гриба: а — базидиоспоры, б — гаплоидный мицелий, в — дикариотичный мицелий, г — плодовое тело из дикариотичного мицелия, д — базидия с базидиоспорами; 2 — гимений базидиального гриба: а — базидия с базидиоспорами, б — парафиза, в — цистид.

Они защищают гимениальный слой и особенно базидии от давления сверху. Форма цистид для многих видов постоянна и часто служит признаком для их определения.

Поверхность плодового тела, несущую гимений, называют гименофором. У низших

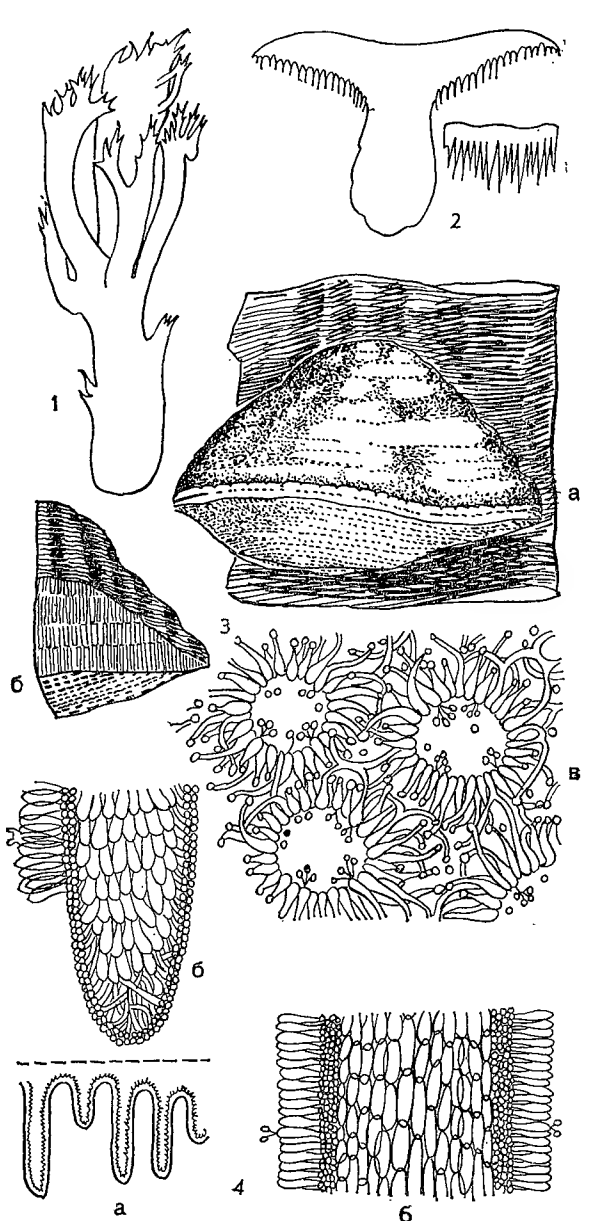


Рис. 149. Типы гименофоров: 1 — рогатик с гладким гименофором; 2 — ежевик желтый, внешний вид и участок шиповидного гименофора; 3 — настоящий трубчатый; а — внешний вид, б — трубчатый гименофор, в — разрез трубчатого гименофора; 4 — шампиньон, разрез пластинчатого гименофора (а) и край гименофора с гимением (б).

представителей он гладкий, а у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, трубочек, пластинок (рис. 149, 150).

Базидии различают по строению. Базидия может быть булавовидной, одноклеточной — холобазидия (рис. 147). Базидия может состоять из двух частей: нижней (расширенной) — гипобазидии и верхней — эпибазидии, являющейся выростом гипобазидии. Эпибазидия часто состоит из 2 или 4 частей и у группы видов отделена от гипобазидии перегородкой. Такая сложная базидия называется гетеробазидией (рис. 147). Третий тип базидии — базидия, разделенная поперечными перегородками на 4 клетки, по бокам которых формируются базидиоспоры — фрагмобазидия. Особенностью фрагмобазидии является также то, что она обычно образуется из толстостенной покоящейся клетки — телиоспоры, такую базидию еще называют телиобазидией. Телиоспора рассматривается как предшественник базидии — пробазидия. Несколько реже телиоспора может прорасти холобазидией. По типу развития и строению базидии базидиомицеты подразделяют на 3 подкласса: холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae), гетеробазидиальные грибы (Heterobasidiomycetidae), телиобазидиомицеты (Teliobasidiomycetidae).

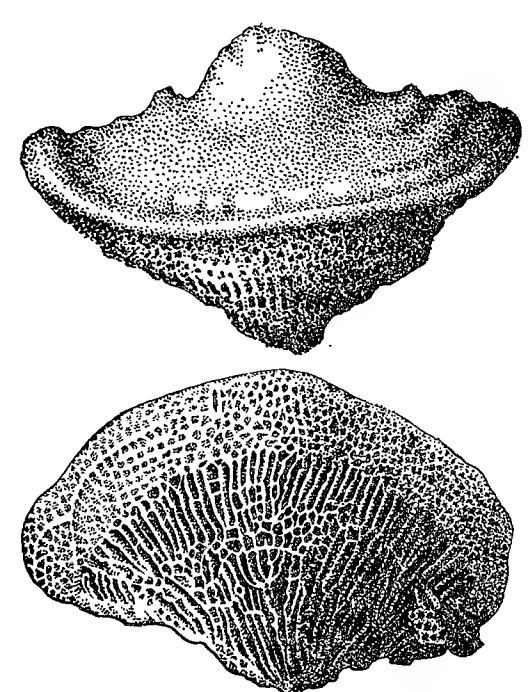


Рис. 150. Дубовая губка с лабиринтообразным гименофором.

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ (HOLOBASIDIOMYCETIDAE)

Подкласс холобазидиомицетов объединяет грибы с неразделенной одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией, развивающейся непосредственно из производящей ее и затем разрастающейся клетки. Наиболее естественной в настоящее время является классификация этой группы, основанная на расположении базидий. Подкласс холобазидиомицетов объединяет порядок экзобазидиальные грибы (Exobasidiales), и группы порядков: гименомицеты и гастеромицеты, а также семейство филобазидиевых неопределенного систематического положения.

СЕМЕЙСТВО ФИЛОБАЗИДИЕВЫЕ (FILOBASIDIACEAE)

Представители филобазидиевых — диморфные грибы, имеющие дрожжевую и мицелиальную стадии в цикле развития. Семейство включает 3 рода: филобазидиум (Filobasidium), филобазидиелла (Filobasidiella) и цистофилобазидиум (Cystofilobasidium). Общие признаки этих родов включают наличие одноклеточной дрожжевой стадии в онтогенезе, образование длинных тонких рассеянных голобазидий с сидячими терминальными базидиоспорами и долипоровые септы без паренте-

сом. Дрожжевая стадия этих грибов хорошо маркируется биохимически: все виды ассимилируют инозит, гидролизуют мочевины и синтезируют крахмалоподобные соединения. Положение этого семейства в системе грибов остается спорным. Такой признак, как образование несептированной базидии, сближает их с холобазидиомицетами, но в то же время в роде цистофилобазидиум есть телиоспоры, характерные для головневых грибов, среди которых тиллециевые имеют также несептированные метабазидии, несущие апикальные сидячие споры.

В жизненном цикле филобазидиевых грибов происходит чередование гаплоидной дрожжевой и дикариотической мицелиальной стадий (рис. 151). Обе стадии могут быть стабильными.

Филобазидиелла неоформанс (Filobasidium neoformans) — наиболее хорошо изученный вид, так как его анаморфа Cryptococcus neoformans относится к группе опасных дрожжевых патогенов человека, вызывающих болезнь, известную под названием криптококкоз. Вид гетероталличный. Гаплоидные дрожжевые клетки круглые и овальные, образуют одиночные почки. При скрещивании типов спаривания а и α образуется ди-

кариотический мицелий с пружками, на котором формируются тонкие базидии с терминальным вздутием, несущим 4 ряда базидиоспор. Этот вид дает разные серотипы (А, В, С и D), при парном скрещивании которых ($A \times D$ и $B \times C$) образуются базидии с двумя типами спор — круглыми или палочковидными. На этом основании вид разделяют на две разновидности — *неоформанс* (*F. neoformans* var. *neoformans*) и *бациллиспорус* (*F. neoformans* var. *bacillisporus*).

В род филобазидиум входят 3 вида: *филобазидиум капсульный* (*Filobasidium capsuligenum*), *филобазидиум цветочный* (*F. floriforme*) и *филобазидиум однокапельный* (*F. uniguttulatum*). Различаются они по форме базидиоспор: веретеновидные у первого, эллипсовидные у второго и почковидные у третьего. Кроме того, филобазидиум капсульный отличается от двух других способностью сбраживать глюкозу. Это свойство редко встречается у базидиомицетных дрожжей. Анаморфы классифицируются в родах *Candida* и *Cryptococcus*. В природе эти дрожжи ассоциированы с живыми растениями. Филобазидиум однокапельный выделяется от больных людей (очаги поражения ногтей, полости рта, бронхов).

Дрожжевые стадии цистофилобазидиума образуют пигментированные колонии ярко-оранжевого, розового или коричневатого цвета. Клетки варьируют от эллиптических-овальных до цилиндрических, почкование полярное. Из двух известных видов — *цистофилобазидиум капитатум* (*Cystofilobasidium capitatum*) и *цистофилобазидиум двуспоровый* (*C. bisporidiis*) — первый встречается широко на мертвых растительных субстра-

тах и на плодовых телах шляпочных грибов, а второй был выделен из морских источников в южных районах Индийского и Тихого океанов.

ПОРЯДОК ЭКЗОБАЗИДИАЛЬНЫЕ (EXOBASIDIALES)

В порядке экзобазидиальных базидии формируются непосредственно на мицелии. Плодовые тела отсутствуют.

Все экзобазидиальные грибы — паразиты цветковых растений. Мицелий этих грибов развивается в вегетативных частях растений-хозяев и вызывает гипертрофию тканей. Чаще всего экзобазидиальные грибы поражают растения из семейства вересковых, реже других цветковых. Никакого плодового тела, характерного для гименомицетов, здесь нет: под эпидермисом растения-хозяина образуется прямо на мицелии слой параллельно расположенных базидий, которые затем разрушают эпидермис. На каждой базидии 2 или 4 (реже 6 или 8) одноядерные базидиоспоры, которые распространяются ветром и заражают новые растения. Мицелий этих грибов вызывает гипертрофию тканей хозяина.

В порядке одно семейство, которое содержит только 4 рода, около 50 видов, из которых 14 найдены и в Советском Союзе. Но грибы этой совсем небольшой группы знакомы почти каждому любителю природы, который живет в зоне хвойных лесов.

Почти во всех таежных лесах до северной границы леса в Заполярье очень часто встречается *экзобазидиум брусничный* (*Exobasidium vaccinii*). В начале или середине лета листья, а иногда и молодые стебли брусники деформируются: зараженные участки листьев разрастаются, поверхность участка на верхней стороне листьев становится вогнутой и приобретает красную окраску. На нижней стороне листьев пораженные участки выпуклые, снежно-белые. Деформированный участок становится толще (в 3—10 раз в сравнении с нормальными листьями). Иногда деформируются стебли: они утолщаются, искривляются и становятся белыми. Изредка поражаются и цветки.

Под микроскопом легко установить большие изменения в строении ткани листа. Клетки заметно больше нормальных размеров (гипертрофия), их больше нормы. Хлорофилл в клетках пораженных участков отсутствует, зато в клеточном соке появляется красный пигмент — антоцианин. Он придает пораженным листьям красную окраску. Между клетками брусники видны гифы гриба, их больше около нижней поверхности листа. Между эпидермальными клетками растут более толстые гифы; на них, под кутикулой, развиваются молодые базидии. Кутикула разрывается, сбрасывается кусками, а на каждой зрелой базидии образуется 2—6 веретеновидных базидиоспор. От них и появля-

ется заметный на нижней стороне пораженного листа нежный инеоподобный белый налет.

Базидиоспоры, попадая в каплю воды, становятся скоро 3—5-клеточными. С обоих концов споры прорастает по тонкой гифе, с концов которой отшнуровываются мелкие конидии. Они могут, в свою очередь, образовывать бластоспоры.

Иначе прорастают те базидиоспоры, которые попадают на молодые листья брусники. Возникающие при прорастании гифы проникают через устьица листьев в растение, и там образуется мицелий. Уже через 4—5 суток на листьях появляются желтоватые пятна, а еще через неделю заболевание брусники имеет типичную картину. Образуются базидии, освобождаются новые споры. Полный цикл развития гриба требует менее двух недель.

Этот цикл, который сейчас описывают во всех учебниках микологии, был открыт выдающимся русским микологом, одним из основоположников современного учения о болезнях растений М. С. Ворониным в 1867 г. До него гриб считали гифомицетом. И вот описан примитивного строения гименомицет, который не имеет плодовых тел.

Этот гриб — объект и повод споров многих поколений микологов. Одни ученые видели в экзобазидиальных грибах примитивную группу, которая подтверждает гипотезу о происхождении гименомицетов от паразитных грибов; поэтому эти грибы представлены в их системах самостоятельным порядком впереди всех других гименомицетов. Другие, как и автор этих строк, рассматривали экзобазидиальные грибы как узкоспециализированную группу грибов, как боковую ветвь развития сапротрофных примитивных гименомицетов.

Недавние исследования показали, что у экзобазидиальных грибов перегородки гиф с простыми порами. Этим признаком они отличаются от других холобазидиомицетов, перегородки гиф которых имеют особый сложный тип пор — долипоры. Сравнительное изучение очередности нуклеотидов 5S rRNA показывает близость экзобазидиальных к головневым грибам. Вполне возможно, что правильное место экзобазидиальных в системе грибов — среди или около гетеробазидиальных грибов. Таким образом, с решением частного вопроса о систематике экзобазидиальных связан крупный теоретический вопрос о происхождении многих тысяч видов высших базидиальных грибов.

Виды рода экзобазидиум могут вызывать пятна или утолщенные подушки на листьях, галлы, «ведьмины метлы», развитие уродливых ветвей растения-хозяина. Нередко на одном виде растения встречаются два вида экзобазидиума, которые отличаются друг от друга характером поражения. Например, на рододендроне желтом встречаются на Кавказе 2 вида — *Exobasidium dubium* и *E.*

horvathianum; первый из них вызывает желтые пятна на листьях, а второй — образование мясистых округлых галлов диаметром до 7 см. Важным паразитом чайного куста является *E. vexans*, приносящий большой ущерб в Индии.

В Мурманской области найден на камнеломке гриб другого рода экзобазидиальных грибов — *арктикомицес* (*Arcticomycetes warmingii*). В отличие от экзобазидиума у него под базидиями образуется более плотное сплетение гиф, что можно считать этапом развития примитивных плодовых тел. В отличие от многих других паразитных грибов экзобазидиевые хорошо растут в чистой культуре. Для их систематики это все-таки дало еще мало: различия в культуре между отдельными видами небольшие.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ГИМЕНОМИЦЕТЫ

Гименомицеты — самая большая группа порядков по числу видов (более 12 000) среди базидиальных грибов и наиболее известная. То, что обычно называют грибами, в большинстве случаев — плодовые тела гименомицетов, грибница которых находится в субстрате (например, в почве, древесине).

Характерный для всех гименомицетов признак — наличие на плодовых телах *г и м е н и я* — слоя из цилиндрических или булавовидных одноклеточных базидий и бесплодных клеток парафиз между ними (рис. 148). Парафизы придают упругость всему гимению и отделяют базидии друг от друга, предохраняя от слипания сидящие на них базидиоспоры. Цистиды играют защитную роль, предохраняя гимений от соприкосновения его с другими поверхностями. Поверхность плодовых тел, покрытую гимением, называют *г и м е н о ф о р о м*. Наличие гименофора с гимением на плодовых телах и определяет эту группу.

Плодовые тела гименомицетов очень разнообразны по форме, величине, консистенции и окраске. Здесь встречаются плодовые тела в виде бурых или желтовато-охряных корочек, распростертых по субстрату, чаще по древесине поваленных гниющих деревьев или валежника. Гимений расположен у них на верхней стороне. Гименофор гладкий.

Другие плодовые тела — кораллоподобно-разветвленные, прямостоячие — растут на почве или свисают с гниющих стволов деревьев. Они оранжевые, желтые или снежно-белые. Многие расположены черепицеобразно на стволах деревьев или имеют копытообразную форму диаметром до 40—50 см. Наконец, мы встречаем огромное разнообразие форм, имеющих плодовое тело, состоящее из *ш л я п к и* и *н о ж к и*. Как разнообразна форма гименомицетов, так

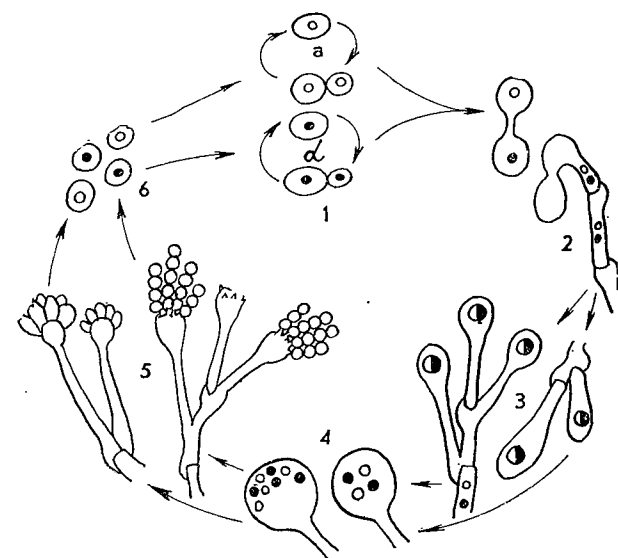


Рис. 151. Цикл развития филобазидиевых дрожжевых грибов:

1 — дрожжевая стадия; 2 — конъюгация и дикариотический мицелий; 3 — молодые базидии с дикариотическими ядрами; 4 — мейоз; 5 — базидии с базидиоспорами; 6 — базидиоспоры.

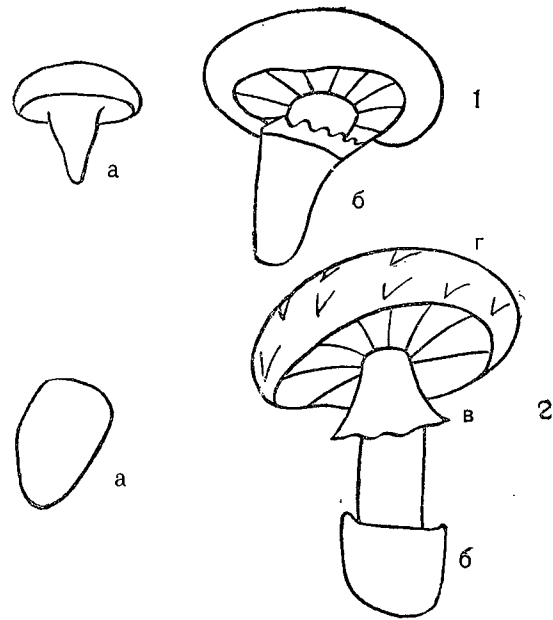


Рис. 152. Схема плодовых тел:

1 — плодовое тело с частным покрывалом: а — молодое плодовое тело; б — остаток частного покрывала на ножке (кольцо); 2 — плодовое тело с общим и частным покрывалом: а — молодое плодовое тело, одетое общим покрывалом; б — влагалище; в — кольцо на ножке (остаток частного покрывала); г — чешуйки на шляпке (остаток общего покрывала).

разнообразна и их окраска, от чисто-белой до самых сложных сочетаний красных, желтых, зеленых и других цветов. Достаточно при этом указать на многообразие расцветок шляпочных грибов.

На плодовых телах гименомицетов гименофор также разнообразен. У одних он гладкий, например у семейства *телефоровых* (Thelephoraceae) и *рогатиковых* (Clavariaceae), или имеет вид складок на поверхности распростертого плодового тела — в семействе *кониофоровых*, или *домовых грибов* (Coniophoraceae). У других он имеет вид зубчиков — в семействе *ежовиковых* (Hydnaceae). У третьих — это трубочки, внутренняя поверхность которых выстлана гимением. Трубчатый гименофор характерен для семейства *полипоровых* (Polyporaceae, рис. 149). Близок к нему и лабиринтообразный гименофор у распространенной дубовой губки, растущей на мертвой древесине широколиственных пород (рис. 149). Перечисленные семейства относятся к порядку *афиллофоровых* (Aphyllorphales). Наконец, очень широко распространен пластинчатый гименофор у множества шляпочных грибов — в порядке *агариковых*, или *пластинчатых*, (Agaricales, рис. 150). Здесь хорошо прослеживается важная роль гименофора как поверхности, несущей споры, обеспечивающие размножение вида. Выросты на гименофоре в виде складок, шипов, трубочек, пластинок значительно увеличивают его поверхность и тем самым число на них базидий и спор.

Местоположение гименофора также имеет существенное значение. Открыто лежащий на поверхности плодового тела гименофор с гимением плохо защищен от внешних воздействий. Эволюция в пределах этой группы шла от плодовых тел в виде корочек, распростертых по субстрату с гладким гименофором и гимением на верхней его стороне к наиболее совершенно устроенным плодовым телам, где ножка выносит шляпку над субстратом и гимений формируется на нижней стороне шляпки, что дает преимущества для защиты спор и их распространения. В последнем случае отброшенная от базидии базидиоспора при ее падении на землю оказывается подхваченной конвекционными токами воздуха, затем ветром и переносится на значительные расстояния. Грибы, имеющие шляпку и ножку, называются шляпочными и в основном относятся к порядку агариковых, или пластинчатых. Формы со шляпкой и ножкой встречаются среди трутовых грибов (семейство Polyporaceae) и в семействе ежовиковых, но их немного. В дальнейшем термин «шляпочные грибы» относится только к видам порядка агариковых. На нижней стороне плодового тела находится гименофор и у большинства трутовых грибов с копытообразным плодовым телом.

Консистенция плодовых тел гименомицетов очень разнообразна: от кожистой, войлочной и деревянистой у трутовых и хрящеватой у большинства рогатиковых и ежовиковых до мягкомясистой у большинства шляпочных пластинчатых грибов.

Гимений гименомицетов обычно или с самого начала лежит открыто у телефоровых, рогатиковых, ежовиковых, кониофоровых и трутовых и части агариковых грибов, или у другой части агариковых грибов он сначала прикрыт сплетением ги́ф — покрывалом. Но к моменту созревания базидиоспор гимений всегда открыт. При этом покрывало разрывается, оставляя следы на шляпке и ножке (рис. 152).

Шляпочные грибы имеют два типа покрывала. Первое — общее, одевающее все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. В молодости такое плодовое тело имеет вид беловатого или сероватого яйца. Затем ножка вытягивается, вынося вверх шляпку. Покрывало разрывается и остается в виде чашевидного влагалища, или вольвы, у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки. Наиболее типично это выражено у *красного мухомора* (Amanita muscaria). У него хорошо заметные белые чешуйки на поверхности шляпки и есть остатки общего покрывала. У вздутого основания ножки также хорошо заметно влагалище с приросшим к ножке краем. Кроме общего, у красного мухомора есть и частное покрывало. Оно соединяет у молодого плодового тела края шляпки с ножкой, прикрывая только молодой формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки развер-

тываются. Частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке и у ряда видов как бахрома по краю шляпки (рис. 152). У некоторых грибов это кольцо быстро исчезает. Частное покрывало с хорошо сохраняющимся кольцом на ножке характерно для рода *шампиньон* (Agaricus). Есть грибы только с частным покрывалом, как упомянутые шампиньоны. А у других грибов только общее покрывало, например у относящихся к роду *поплавок* (Amanitopsis).

Плодовые тела гименомицетов могут быть одно- и многолетние. Однолетние — это большинство мягкомясистых плодовых тел шляпочных грибов. Они заканчивают свое полное развитие за одну вегетацию. Причем время их существования от нескольких дней или даже часов, например у мелких видов *навозников* (род Cortinarius). Обычно же полное развитие такого плодового тела в среднем продолжается 10—14 суток. Деревянистые плодовые тела трутовиковых грибов многолетние. Гимений образует и отбрасывает споры в течение всего вегетационного периода. При этом трубочки гименофора нарастают и функционируют в течение нескольких лет. Упоминаются даже 80-летние плодовые тела трутовиков. Годичные наслоения гименофора у таких плодовых тел хорошо видны на разрезе.

Размеры плодовых тел гименомицетов очень различны: с диаметром шляпки от 0,2—0,5 см у мелких шляпочных грибов до 72 см, при массе 20 кг *гриба-барана* (Polypilus frondosus) из порядка афиллофоровых. Образование гигантских форм у гименомицетов — явление довольно частое. Почти ежегодно появляются в научной и популярной литературе заметки об особенно крупных плодовых телах того или иного вида гименомицетов. Их развитие связано с благоприятными метеорологическими условиями, причем важную роль играют и условия питания. Обычно наибольшее число крупных плодовых тел различных видов находят в так называемые грибные годы, когда общие условия для плодоношения грибов наиболее благоприятны. Так, известно плодовое тело *белого гриба* (Boletus edulis) массой 2 кг 720 г с диаметром шляпки 57 см, длина которой по окружности составила 170 см, длина ножки 52 см. Известны находки плодового тела *грибной капусты* (Sparassis crispa) из семейства рогатиковых (Clavariaceae) массой 9 кг, а среди ежовиковых встречаются плодовые тела массой 3—4,5 кг. Среди шляпочных грибов порядка агариковых особенно часто крупные плодовые тела находят в роде шампиньон. Так, в Курской области был найден *шампиньон полевой* (Agaricus campester) массой 5,5 кг. Окраска спор различная: белая, розовая, коричневая, фиолетово-, оливково- и даже сажисто-черная. От нее зависит и цвет всего гименофора.

Споры гименомицетов разносятся в основном ветром, токами воздуха. Это особенно относится

к трутовым, плодовые тела которых находятся на деревьях, сравнительно высоко над землей. Споры мясистых плодовых тел шляпочных грибов также разносятся токами воздуха. Однако в их распространении принимают некоторое участие и животные: личинки и взрослые насекомые, слизняки и некоторые млекопитающие (белки, олени, лоси). Они охотно поедают мясистые и ароматные плодовые тела шляпочных грибов. При этом споры грибов проходят непереваженными через пищеварительный тракт животных и выбрасываются с экскрементами уже в другом месте. Биологическая роль мясистых плодовых тел в этом случае может быть отчасти сравнена с ролью сочного околоплодника у высших растений.

Значительную долю плодового тела (по объему), кроме гимения, составляет бесплодная часть, состоящая из рыхлого или плотного переплетения ги́ф. Часто сверху плодового тела открыто кожей, состоящей из ги́ф с окрашенной оболочкой, что придает характерную окраску плодовому телу. У некоторых видов оболочки ги́ф кожицы легко ослизняются, особенно в сырую погоду, например у *маслят* (Suillus). Иногда в плодовых телах гименомицетов имеются ги́фы, содержащие белый млечный сок, например у грибов *млечников* (Lactarius), или смолы, как у некоторых трутовиковых грибов.

Гименомицеты широко распространены и встречаются почти везде. Большинство видов этой группы — сапротрофы. Они обитают на валежнике и мертвой древесине — это значительная часть трутовых и телефоровых грибов. Живут на листовом опаде и почве. Это рогатиковые, ежовиковые, многие шляпочные грибы. Их роль в природе — разложение растительных остатков. Многие шляпочные грибы вступают в сложный симбиоз с корнями высших растений, особенно древесных пород, образуя микоризу. При этом в непосредственный контакт с корнями высших растений вступает грибница, находящаяся в почве. По тому, как осуществляется этот контакт, различают два типа микориз э н д о т р о ф н у ю и э к т о т р о ф н у ю.

У эндотрофных микориз мицелий гриба распространен главным образом внутри тканей корня (в коровой паренхиме) и относительно мало выходит наружу. Корни при этом несут нормальные корневые волоски. Мицелий гриба идет и межклеточно и внутриклеточно. Типичная эндотрофная микориза характерна для семейства орхидных, где она также является для большинства видов облигатной, т. е. семена этих растений не могут прорасти и развиваться в отсутствие гриба. Эндотрофная микориза встречается у многих других травянистых растений, хотя присутствие гриба для развития растения здесь не столь обязательно.

Эктотрофная микориза отличается наличием наружного чехла из ги́ф на корнях, или она

имеет вид плотно переплетенной ткани, одевающей корень. От этого переплетения гиф в окружающую почву простираются свободные гифы. Собственных корневых волосков корень при этом не образует. Гифы гриба проходят между клетками эпидермиса, образуя сеть. Такая микориза характерна для древесных растений и редко встречается у травянистых.

Провести четкую границу между эндотрофной и эктотрофной микоризами трудно. Переходом между ними является э к т о э н д о т р о ф н а я микориза, распространенная более часто, чем чисто эктотрофная. Грибные гифы при такой микоризе густо оплетают корень снаружи и в то же время дают обильные ветви, проникающие в его коровую паренхиму. Мицелий идет отчасти межклетно, отчасти внутриклетно, образуя в клетках или клубки гиф, или разветвления, напоминающие гаустории. Клетки корня при этом остаются живыми. Такая микориза встречается у большинства древесных пород.

Микоризу образует большинство растений (за исключением водных), как древесных, так и травянистых (особенно многолетних).

Травянистые растения вступают в микоризный симбиоз с микроскопическими грибами в основном из класса несовершенных грибов (Deuteromycetes), отчасти из класса зигомикетов с неклеточным мицелием, лишенным перегородок, род *эндогоне* (Endogone), и отчасти из класса сумчатых грибов — грибы родов элафомицес и трюфель. Последние роды образуют микоризу и с древесными растениями — бук, дуб и др. Но большинство древесных пород образует микоризу с грибами шляпочных грибов-макрOMICETES из класса *базидиальных* (Basidiomycetes) и группы порядков гименомикетов.

В гименомикетной эктоэндотрофной микоризе древесных пород гриб оплетает корень снаружи и частично проникает внутрь. Здесь он получает от корня углеродное питание, так как сам, будучи гетеротрофом, не может синтезировать органические вещества. Наружные свободные гифы гриба широко расходятся в почве от корня, заменяя последнему корневые волоски. Эти свободные гифы получают из почвы воду, минеральные соли, а также растворимые органические вещества (главным образом азотистые). Часть этих веществ поступает в корень, а часть используется самим грибом на построение грибницы и плодовых тел. В клетках корня частично перевариваются и внедрившиеся туда гифы.

Почва леса, особенно в прикорневой зоне деревьев, пронизана грибницей микоризных грибов, а на поверхности почвы появляются многочисленные плодовые тела. Это *подберезовик* (Leccinum scabrum), *подосиновик* (Leccinum aurantiacum), *рыжик* (Lactarius deliciosus) и многие другие шляпочные грибы, встречающиеся только в лесу. Для этих грибов такой симбиоз обяза-

телен. Если их грибница и может развиваться без участия корней дерева, то плодовые тела в этом случае обычно не образуются. С этим связаны неудачи попыток искусственного разведения наиболее ценных съедобных лесных грибов, таких, как белый гриб. Он образует микоризу со многими породами деревьев: березой, дубом, грабом, бук, сосной, елью. Некоторые виды грибов образуют микоризу только с одной определенной породой. Так, *масленок лиственничный* (Suillus grevillei) образует микоризу только с лиственницей.

Для деревьев симбиоз с грибами тоже имеет значение: опыты на лесных полосах показали, что без микоризы деревья развиваются хуже, отстают в росте, они более ослаблены, легче подвержены заболеваниям.

В случае эндотрофных микориз взаимоотношения гриба и высшего растения еще более сложные. В связи с малым контактом гиф микоризного гриба с почвой таким путем в корень поступает относительно небольшое количество воды, а также минеральных и азотистых веществ. В этом случае значение для высшего растения, вероятно, приобретают вырабатываемые грибом биологически активные вещества типа витаминов. Отчасти гриб снабжает высшее растение и азотистыми веществами, так как часть гиф гриба, находящаяся в клетках корня, переваривается ими. Гриб получает углеводы. А в случае микоризы орхидных грибов сам отдает углеводы (в частности, сахар) высшему растению.

В заключение надо отметить, что м и к о р и з н ы й с и м б и о з — явление очень сложное, не укладывающееся в какую-то определенную схему. Эти взаимоотношения также часто зависят от окружающих условий.

Среди сапротрофных гименомикетов есть домовые грибы, это — семейство *кониофоровых* (Coniophoraceae). Кониофоровые грибы, разрушая при определенных условиях (повышенная влажность и плохая аэрация) обработанную древесину деревянных сооружений, наносят большой ущерб.

Есть среди гименомикетов и паразиты. Это часть трутовых грибов, поселяющихся на живых деревьях. В качестве примера можно привести *губку корневую* (Heterobasidion annosum), паразитирующую на соснах и елях, а среди шляпочных грибов — широко известный *опенок осенний* (Armillariella mellea), который поселяется на корнях и в стволах живых деревьев и быстро губит их.

Некоторые гименомикеты имеют очень своеобразные места обитания. Так, *шампиньон лесной* (Agaricus silvaticus) часто вырастает на муравейниках. В Бирме описан шляпочный пластинчатый гриб, который поселяется на муравейниках крупных белых муравьев. При этом грибница его в массе развивается в глубине и при ос-

новании муравьиных куч и, очевидно, служит для муравьев в качестве запаса питания, а плодовые тела выходят на поверхность большими группами и считаются наиболее ценными съедобными грибами для местного населения.

Цикл развития гименомикетов сходен с общей схемой развития базидиальных грибов (рис. 148). Плодовые тела их, так же как и грибница, пронизывающая субстрат, состоят из дикариотичных гиф. Только молодые базидии, базидиоспоры и развившийся из них и существующий небольшой период мицелий гаплоидные. Очень быстро мицелий становится двухъядерным — дикариотичным — за счет слияния его клеток, начинает интенсивно разрастаться в субстрате и образовывать плодовые тела. Среди гименомикетов преобладают гетероталлические (раздельнополюсные) виды, когда для слияния двух клеток при образовании дикариотичного мицелия должны встретиться гифы, выросшие из разных базидиоспор. В случае гомоталлических видов, которых значительно меньше, могут сливаться клетки одного и того же гаплоидного мицелия.

Гименомикеты очень широко распространены в природе. Мы встречаем их и в лесу, и на лугах, и в степях. Растут они даже в сухих степях — так называемый «белый гриб» *стенной* (Pleurotus eryngii), и даже в полупустынях и пустынях. Характерный пустынный вид *шампиньон Бернарда* (Agaricus bernardii) поселяется, казалось бы, на таком мало подходящем субстрате, каким являются пустынные такыры, асфальтоподобную корку которых плодовые тела этого гриба пробивают, появляясь на свет.

Развиваются гименомикеты и на почве, и на деревьях, и на разнообразнейших растительных остатках. Они широко распространены по всему земному шару от острова Шпицберген на севере до Огненной Земли в южном полушарии. Именно к гименомикетам относятся те немногие виды грибов, которые человек научился выращивать как сельскохозяйственные растения. Наиболее широко из них распространен известный культивируемый *шампиньон двуспоровый* (Agaricus bisporus), который выращивают в больших масштабах промышленным способом более чем в 60 странах мира. Выращивают также ряд других пластинчатых грибов, например *шитаке* (Lentinus edodes) — гриб, культивируемый более 2000 лет в странах Юго-Восточной Азии, особенно в Японии, на древесине лиственных пород. Кроме того, известны грибы *вольвариелла съедобная* (Volvariella volvaceae), выращиваемая в Китае и Индокитае на грядках из рисовой соломы; *вешенка* (Pleurotus ostreatus) и *опенок летний* (Kuehneromyces mutabilis), выращивание которых разработано и осуществляется в странах Восточной и Центральной Европы, а также некоторые другие. С другой стороны, многие гименомикеты, особенно

трутовые и кониофоровые (домовые) грибы, разлагая древесину, наносят вред хозяйственной деятельности человека. Таким образом, и в природе, и в жизни человека гименомикеты играют значительную роль.

Группа порядков гименомикетов объединяет собственно два порядка: порядок *непластинчатых*, или *афиллофоровых*, грибов (Aphyllorhizales), имеющих плодовые тела с гименофором различного типа, кроме пластинчатого (гладкий, складчатый, шиповатый, трубчатый); порядок *пластинчатых*, или *агариковых* (Agaricales), грибов, плодовые тела которых состоят почти всегда из шляпки и ножки и имеют пластинчатый гименофор. Сюда же относятся грибы с мяскомясистыми плодовыми телами и трубчатым гименофором, такие, как белый гриб и его ближайшие родственники из рода Boletus; *подберезовик* (Leccinum), *масленок* (Suillus) и др.

Порядок афиллофоровых объединяет 18 семейств, а порядок агариковых — 16—18 семейств. В пределах порядка агариковых семейства *болетовых* (Boletaceae) и *сыроежковых* (Russulaceae) в настоящее время часто выделяют в самостоятельные порядки. Порядок болетовых — на основании строения гименофора, трубчатого, но тем не менее связанного по происхождению с пластинчатым. Порядок сыроежковых характеризуется видами с особой, сильно орнаментированной оболочкой базидиоспор.

ПОРЯДОК АФИЛЛОФОРОВЫЕ (APHYLLOPHORALES)

Афиллофоровые грибы — второй по количеству видов порядок гименомикетов, не менее распространенный в природе, чем агариковые грибы (с. 257). Внешний вид и микроскопическое строение плодовых тел афиллофоровых грибов очень варьируют как у представителей различных семейств, так нередко и у различных видов одного рода.

Нетрудно отличить афиллофоровые грибы от всех других базидиомикетов: базидия у них всегда нераздельная, без перегородок; гименофор может иметь различные формы, но обычно не бывает пластинчатым, как у агариковых грибов, хотя есть исключения — некоторые трутовые грибы имеют пластинчатый гименофор, но в этом случае плодовые тела жесткокожистые или деревянистые (у агариковых плодовые тела, как правило, более или менее мясистые).

Афиллофоровые грибы — сапротрофы, изредка паразиты травянистых растений и деревьев или микоризообразователи. Мицелий погружен в субстрат — в древесину, гумусовый слой почвы и т. п. Гифы мицелия хотя и многочисленные, но малозаметные, обыкновенно небольшого диаметра (2—10 мкм), бесцветные или слегка окрашенные, только у сравнительно малого количества

видов образуют грибные шнурочки. У видов, обитающих в гниющей древесине, нередко образуются грибные пленки.

Плодовые тела образуются обыкновенно через несколько месяцев или даже несколько лет после начала развития мицелия. В разнообразии форм плодовых тел можно различить пять типов:

плодовые тела прямостоящие, булабовидные, цилиндрические или разветвленные. Такое пло-довое тело имеет более или менее хорошо выра-женную стерильную ножку; остальная часть пло-дового тела покрыта гимением — слоем базидий, на котором образуются базидиоспоры;

шляповидные плодовые тела с центральной или эксцентрической ножкой. Нижняя сторона шляп-ки или покрыта гладким гимением, или развивает так называемый гименофор — выросты раз-личного строения, служащие для увеличения спо-роносящей площади (гимения). У различных представителей афиллофоровых грибов гимено-фор различный: то это радиально расположенные складки, то тесно расположенные вертикально ви-сящие пики, то неправильные бугорочки-боро-давки, а у многих родов и видов — правильный слой вертикальных трубочек с общими стенка-ми;

блюдевидные или чашевидные плодовые тела, несущие гимений во внутренней полости чашки;

распростертые плодовые тела наименее замет-ные. Они состоят из подстилки (слоя пере-плетенных гиф на субстрате) и расположенного на этой подстилке гименофора. Последний состоит из трубочек, шипов, бородавочек, складок, но у мно-гих видов он вполне или почти гладкий. Такие плодовые тела наблюдаются почти во всех се-мействах афиллофоровых грибов;

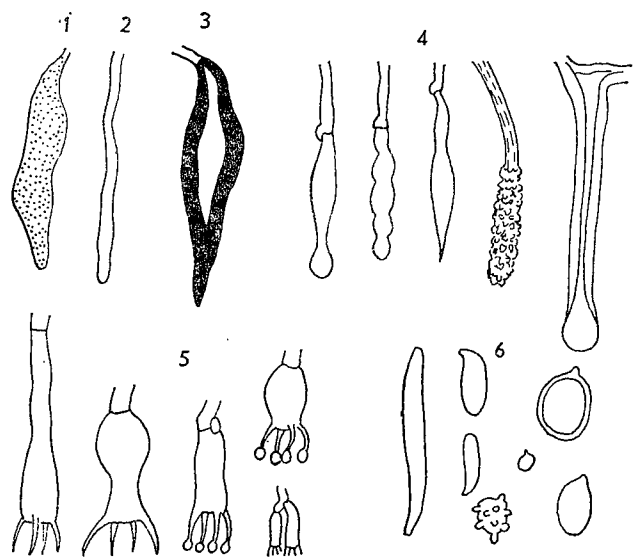


Рис. 153. Элементы гимения афиллофоровых грибов: 1 — глеоцистида; 2 — гифида; 3 — щетинка; 4 — различные типы цистид; 5 — базидии; 6 — споры.

шляповидные плодовые тела полукруглые, веерообразные, почковидные или продолговатые, прикрепленные боком или зачаточной боковой ножкой; то они тонкие, то толстые, иногда подуш-ковидные или копытообразные. Имеются переход-ные формы к распростертым — такие называют распростерто отогнутыми. Гименофор может быть таким же различным, как и у предыдущей груп-пы.

Не менее сложно и микроскопическое строение плодовых тел. Ткань шляпки обычно состоит из переплетенных гиф, которые у различных представителей не одинаковы. Различают тонко-стенные генеративные, толстостенные пря-мые скелетные и толстостенные сильно раз-ветвленные связывающие гифы; если первые из них наблюдаются у всех видов, то ос-тальные — только у некоторых групп. Гимений состоит из базидий, многочисленных базидиол (молодые или недоразвивающиеся базидии), гифид (окончания гиф), а нередко и специальных сте-рильных клеток — цистид, глеоцистид, щетинок (рис. 153). Базидии обыкновенно с 4, реже с 2, 6 или 8 спорами. Споры бесцветные или окрашен-ные, с гладкой или шиповатой, бородавчатой обо-лочкой, неамилоидные или амилоидные.

В порядке известно около 3000 видов. Большин-ство видов — сапротрофы на древесине, лесном опаде; целый ряд видов обитает на гумусе, мно-гие — на живых деревьях; немногочисленные ви-ды являются микоризообразователями, а редкие виды — паразитами травянистых растений. Афил-лофоровые грибы широко распространены всю-ду, больше всего их в лесной зоне, где они играют важную роль в процессе разложения древесины. Известны и многие виды, вызывающие гниль обра-ботанной древесины, построек и сооружений.

Еще три десятка лет назад классификация афиллофоровых грибов основывалась на приме-нении макроскопических признаков (строение плодового тела, строение гименофора). В настоя-щее время известно, что виды даже одного рода могут иметь такие плодовые тела, которые ран-ше считали характерными для различных се-мейств.

Наиболее известная группа афиллофоровых грибов — трутовые грибы (см. о се-мействе пориевых на с. 228). Выделение их произво-дится на основе комплекса микроскопических и макроскопических признаков.

СЕМЕЙСТВО ФИСТУЛИНОВЫЕ (FISTULINACEAE)

Это маленькое семейство включает 2 монотип-ных рода, один из которых известен только из Бразилии. Другой род — *фистулина* (*Fistulina*), или *печеночница*, широко распространен в уме-ренной зоне северного полушария и регулярно, хотя и не часто, встречается в СССР в районах произрастания дуба и каштана съедобного.

Плодовые тела однолетние, языковидные или консолевидные, у основания часто суженные в короткую ножку, жесткомясистые, пропитанные красноватым соком, с возрастом волокнистые и сухие. Гименофор состоит из тесно сближенных, но не срастающихся боками трубочек, прикреп-ляющихся к нижней стороне шляпки короткой ножкой. Каждая такая трубочка представляет собой бокальчатое плодовое тело цифеллоидного типа. Гифальная система мономитическая, гифы ткани состоят из коротких вздутых бочонкооб-разно клеток. Проводящие гифы (латиферы) наполнены оранжево-красным соком, дающим окраску всему плодовому телу. Споры широкоэ-ллипсоидальные или яйцевидные, бесцветные или красноватые, гладкие, неамилоидные.

Печеночница обыкновенная (*Fistulina hepatica*) поселяется на живых старых деревьях дуба и съедобного каштана, обычно ближе к основанию ствола. Вызывает буроватую малоактивную гниль. Встречается в зонах естественного произ-растания дуба и каштана. Молодые плодовые тела съедобны и имеют высокие вкусовые качества.

СЕМЕЙСТВО КАЛОПОРОВЫЕ (CALOPORACEAE)

Главными отличительными признаками семей-ства являются отсутствие пряжек на гифах, мо-номитический тип гифальной системы, некоторая желатинозность, восковатость консистенции базидиомы. У наиболее примитивных представи-телей края трубочек фертильные. В гимении большинства видов имеются цистиды с головчатой или сплошной инкрустацией или тонкостенные цистидиолы. Часто концы гиф инкрустированы мелкими кристалликами. Развиваются калопоро-вые грибы на валежнике, иногда у основания жи-вых стволов. Вызывают белую гниль древесины. Растут в лесах, садах, парках.

Грибы рода *калопорус* (*Caloporus*) встречаются на валежных ветвях и древесине хвойных и ли-ственных пород. Однолетние, резупинатные, иног-да с небольшим отгибом по краю, плодовые тела развиваются в конце лета или ранней осенью. Для них характерна мягкопленчатая, восковид-ная консистенция, белая окраска ткани и ярко-рыжеватая, кирпично-красная, пурпурная, фио-летовая окраска гименофора. Гименофор на ран-них этапах формирования складчатый, но скоро сливающийся в трубочки, края которых покрыты базидиями. Таким образом, гимений у представи-телей этого рода непрерывный, как у кортицие-вых грибов.

Калопорус тиссовый (*Caloporus taxicola*) ред-ко, но регулярно наблюдается в конце августа на опавших ветвях и остатках древесины сосны, реже можжевельника и других хвойных пород, в сосновых, реже еловых лесах мезофильно-ксеро-фильного типа умеренной зоны. Плодовые тела мягковосковидные, с широким белым краем и

кирпично-красной, позднее черно-пурпурной по-верхностью трубочек. Гименофор вначале сет-чатый, развивающийся на подстилке островками. Позднее трубочки сливаются, углубляются, так что у зрелых плодовых тел гименофор напомина-ет таковой других порий. Однако фертильные края трубочек указывают на близость гриба к группе кортициевых.

По габитусу плодовых тел, яркой окраске ги-менофора (лимонно-желтой, зеленоватой, розо-вой, пурпурной, фиолетовой), мелким ячеистым трубочкам, а также узкоцилиндрическим или ал-лантаидным (согнутым) спорам представители рода *церипория* (*Ceriporia*) напоминают грибы из рода калопорус. Основное отличие заключается в том, что у видов рода *церипория* гименофор прерыви-стый, как у настоящих трутовиков (края пор сте-рильные).

Интересное сочетание признаков кортициидных и порицидных грибов наблюдается у *цистидиофору-са каштанового* (*Cystidiophorus castaneus*). Это сапротроф на валежнике и усохших ветвях рас-тущих деревьев хвойных пород, известный с Дальнего Востока и из Японии. Гриб образует широко распростертые по субстрату войлочно-кожистые плодовые тела с мерулионидным (склад-чатым) на ранних стадиях, позднее короткотруб-чатым, а затем ирпексовидно расщепленным гиме-нофором. Генеративные гифы часто инкрустиро-ваны зернышками смолистого буроватого веще-ства. В гимении имеются толстостенные конические цистиды с мелкозернистой инкрустацией из того же вещества. Споры эллипсоидальные до почти цилиндрических, бесцветные, с гладкой оболоч-кой.

Окспипорус тополевый (*Oxyporus populinus*) раз-вивает многолетние, черепитчато расположенные шляпкообразные плодовые тела. Появляются они ранней весной близ основания стволов клена, ре-же тополя, осины, липы, ясеня, каштана и не-которых других лиственных пород. Плодовые те-ла развиваются обычно в морозобойках, иногда инфекция может проникать и через обломанные сучья. Гриб вызывает активно развивающуюся гниль, следствием которой оказывается дупли-стость и в конечном итоге гибель дерева. Способен этот вид расти и на сухостое. Поверхность белых шляпок всегда покрыта водорослями и мхами, что может служить дополнительным признаком определения гриба. Плодовые тела у этого вида многолетние, гименофор слоистый. На срезе зре-лого плодового тела можно видеть, что слои тру-бочек чередуются с тонкими прослойками сте-рильной ткани. Споры у этого гриба почти шаро-видные, тонкостенные, бесцветные. Этот гриб можно встретить в лесах, где распространены под-ходящие для него породы, но особенно он ха-рактерен для старых парков, где имеет прак-тическое значение как возбудитель гнили кле-нов.

К этому семейству относится большая часть видов афиллофоровых, объединяемых понятием *трутовые грибы*, или *трутовики*. В настоящее время это название не имеет таксономического содержания и объединяет афиллофоровые грибы с трубчатым или производным от трубчатого гименофором. В старых системах форма гименофора расценивалась как ведущий признак на уровне семейства. Более глубокое анатомо-морфологическое исследование плодовых тел, некоторые биологические и биохимические данные позволили выделить ряд гомогенных групп, которые в современных работах получили статус семейств. Одним из основных принципов современной систематики является поиск рядов коррелирующих признаков. Разброс признаков трутовых грибов, увеличившийся после обработки некоторых таксонов из тропиков, показывает, что группа в целом гетерогенна по происхождению и что явления параллельного развития играют в ней большую роль.

К числу важных кариологических признаков относится наличие пряжек на генеративных гифах. У некоторых групп трутовых грибов генеративные гифы имеют простые перегородки, т. е. изначально лишены пряжек. Группа родов, близких к роду калопорус, с восковатыми мягкопленчатыми плодовыми телами, булавовидно-цилиндрическими базидиями, фертильными у некоторых видов краями трубочек, часто с цистидиями или цистидиолами в гимении, образует семейство *калопоровых* (Caloporaceae). Происхождением они связаны с трибой *Byssomerulieae* подсемейства *Athelioideae* кортициевых грибов по системе Э. П а р м а с т о.

Другая группа, не имеющая пряжек на гифах, характеризуется различных оттенков бурой окраской плодовых тел, темнеющих или чернеющих под действием щелочей, мономитической, псевдомитической или димитической, со скелетными гифами гифальной системой, наличием у многих видов в гимении (а иногда в трубочках и ткани) щетинок или щетинковидных элементов. Указанные особенности строения наблюдаются у грибов с самой разнообразной формой плодовых тел и гименофора. Несмотря на макроморфологическое разнообразие, они естественно объединяются в отдельное семейство *гименохетовых* (Hymenochaetaceae). Также без пряжек на генеративных гифах плодовые тела представителей маленького семейства *бондарцевиевых* (Bondarzewiaceae). Оно характеризуется крупными веерообразными базидиями, развивающимися из общего пенька. Ткань отделяется от гименофора. Особенно характерны и не имеют аналогов в других группах порядка афиллофоровых споры этих грибов: они почти шаровидной формы, бесцветные или слабоокрашенные, с толстыми неамилоидными цитанофильными стенками, ornamentированными валикообразными, сильно амилоидными гребня-

ми. По типу развития плодовых тел это семейство более тесно связано с кантарелловыми и клавариевыми грибами, чем с полипоровыми и пориевыми.

Грибы с пряжками на генеративных гифах (иногда редкими и исчезающими) составляют основную массу трутовиков в широком смысле. В поисках родственных связей отдельных групп важное значение имеют генеративные элементы, в первую очередь споры. У большинства трутовиков они гладкие, обычно тонкостенные и бесцветные. Окрашенные гладкие споры имеются в семействе гименохетовых. Своеобразные споры отличают род *болетопсис* (Boletopsis); они почти шаровидной формы, угловатые, буровато-дымчатые, по типу напоминают споры телефоровых грибов. Этот признак позволяет рассматривать род болетопсис в рамках подпорядка *телефоровых* (Thelephoraceae). Он выступает как единственный представитель моноптичного семейства *болетопсидеи* (Boletopsidaceae), примыкающего к семейству *телефоровых* (Thelephoraceae). Характерными спорами обладают также ганодермовые грибы. У большинства видов они имеют окрашенный (иногда почти бесцветный) толстостенный, орнаментированный шиповидными или бородавчатыми выростами эндоспорий и бесцветный гладкий эписпорий, в который выросты эндоспория погружены. Своеобразное строение спор, особый тип скелетных гиф (после некоторого периода роста они густо древовидно ветвятся на конце, такой тип скелетных гиф называют арбориформным) и другие специфические черты ганодермовых грибов дали основание для выделения их в особое семейство.

Сложный вопрос представляет положение в системе полипоровых грибов. Ряд специалистов (М о з е р, К р а й з е л ь) считали их близкородственными некоторым агариковым грибам и предлагали включить в порядок агариковых либо рассматривать как самостоятельный порядок. Действительно, род *полипорус* (Polyporus) стоит особняком среди других трутовиков: его плодовые тела всегда имеют шляпку и ножку, тип гифальной системы мономитический или амфимитический (димитический со связывающими гифами), что для трутовиков не характерно. Хотя некоторые трутовые грибы имеют крупные споры, для полипоровых большой размер веретеновидных спор является ведущим признаком. Наряду с этим не отделяющаяся от трубочек ткань, кожисто-волокнистая консистенция плодовых тел, различия в типе развития между полипоровыми и агариковыми грибами не позволяют спешить с выводами о родственных связях этих групп. Здесь полипоровые грибы рассматриваются в ранге семейства в пределах порядка афиллофоровых.

Оставшиеся в семействе пориевых трутовики по своим признакам выделяются в 5 подсемейств: Tyromycetoideae, Steccherinoideae, Trametoi-deae, Fomitoidae и Gloeophylloideae. Почти все

они имеют распростертые, распростерто-отогнутые или сидячие плодовые тела (короткая боковая ножка встречается в виде исключения) и связаны в своем развитии с древесным субстратом. Поскольку трутовики из всех семейств имеют общие черты в морфологическом строении и биологии и в связи с тем, что большая часть видового состава осталась в семействе пориевых, целесообразно именно здесь более подробно рассмотреть основные особенности трутовых грибов.

Питание и метаболизм трутовых грибов зависят от свойств субстрата или физиологического состояния хозяина. Большая часть веществ, необходимых грибам для питания, находится в нерастворимом состоянии, особенно это касается источников углеродного питания. Поэтому огромную роль в жизни грибов играют ферменты, переводящие различные соединения из нерастворимого состояния в растворимое. Все без исключения дереворазрушающие грибы обладают способностью разлагать целлюлозу, так как фермент, разрушающий целлюлозу, имеется в клетках всех трутовиков. У лигнинразрушающих грибов наряду с гидролитическими ферментами присутствуют окислительно-восстановительные — оксидазы. Из этой группы ферментов наиболее распространены тирозиназа, встречающаяся у некоторых дереворазрушающих и напочвенных агариковых грибов, лакказы и особенно пероксидазы. Грибная пероксидаза выделяется только вегетативным мицелием и не отмечена в плодовых телах. Установлено, что проба на оксидазу (так называемый тест Бавендамма) может считаться надежным критерием при разделении грибов на целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие. При проникновении гиф гриба в древесную клетку экзоферменты растворяют ее оболочку. Отверстие, образующееся в оболочке древесной клетки, всегда несколько шире, чем диаметр гифы. В зависимости от состава ферментов трутовые грибы способны вызывать бурую деструктивную или белую коррозионную гниль.

Целлюлозоразрушающие грибы, не вырабатывающие оксидаз, вызывают деструктивную гниль. В процессе разложения древесины изменяет окраску, становится красноватой или ржаво-красной, затем темно-бурой от освобожденного лигнина. При этом она легко крошится, заметно теряет в объеме и массе. В зависимости от оттенка разрушаемой древесины деструктивная гниль делится на группы красной и бурой. Такой тип гнили вызывают грибы из родов *антродия* (Antrodia), *глеофиллум* (Gloeophyllum).

Лигнинразрушающие грибы, вырабатывающие оксидазы, разлагают и целлюлозу, и лигнин. В начальной стадии разложения древесина может временно потемнеть, но вообще она светлоокрашена; отчего и гниль носит название белой. Иногда древесина белеет равномерно по всей пораженной части, иногда появляются только светлые полосы

или ячейки, заполненные неразложившейся целлюлозой. В последнем случае гниль называется пестрой или ямчатой. В конечной стадии разложения древесина становится мягкой, волокнистой, часто расслаивается параллельно годичным кольцам, иногда крошится, теряет в массе, но ее объем не уменьшается. Поэтому призматического растрескивания (как при развитии бурой гнили) не происходит. Существуют другие типы гнили, не укладывающиеся в рамки только что описанных типов. Прелость (или задыхание) древесины лиственных пород, являющаяся сложным биологическим процессом, проходит ряд фаз, конечной из которых оказывается мягкая гниль. Из трутовиков такой тип разрушения древесины вызывают *настоящий трутовик* (Fomes fomentarius) и грибы рода *Coriolus*.

Плодовые тела трутовиков весьма различны по размерам. Самые маленькие из них не превышают 1 см в диаметре, а иногда измеряются миллиметрами. Наиболее крупные плодовые тела бывают диаметром до 1 м и массой более 20 кг. По форме трутовики также разнообразны, но все это разнообразие укладывается в следующие основные категории: распростертые, распростерто-отогнутые, сидячие или дифференцированные на шляпку и ножку.

Распростертые плодовые тела имеют вид более или менее мягкой пленки или пластинки, плотно прилегают к субстрату или отстают от него, имеют край паутинистый, или плесневидный, или толстый, валикообразный. Следует различать распростертые плодовые тела, принимающие такую форму на горизонтальном субстрате, и истинно резупинатные, которые в любых случаях не образуют отгиба.

Распростерто-отогнутые плодовые тела наиболее лабильны по форме. При различном положении субстрата положительный геотропизм гименофора достигается неравномерным ростом плодового тела. Следствием является разнообразная, порой причудливая форма. Среди трутовиков с распростерто-отогнутым типом спорофора имеются как копытообразные, так и тонкие раковиннообразные формы.

Истинно сидячие плодовые тела встречаются редко. Такой тип отмечается в роде *спонгипеллис* (Spongipellis); примером трутовика, имеющего сидячие плодовые тела, может служить настоящий трутовик.

Наличие суженного и вытянутого основания у сидячих базидиом (плодовых тел) свидетельствует о тенденции к образованию ножки. Короткие боковые ножки имеются у ряда видов — *Abortiporus borealis*, *Microporus luteus* и др. Настоящая ножка встречается у трутовиков, относимых в настоящее время к семействам полипоровых, ганодермовых, гименохетовых и др. В семействе пориевых грибы с настоящей ножкой обитают только в тропиках.

Консистенция ткани плодовых тел определяет-ся их анатомическим строением и расположением гиф. Известны плодовые тела пленчатой, восковидной, субжелатинозной, мясистой, кожистой, пробковой, деревянистой, губчатой, волокнистой консистенции, со всеми переходами между ними. Иногда ткань двухслойная; в этом случае верхний слой, как правило, мягкий, губчатый; нижний, примыкающий к трубочкам — желатинозный или более твердый (роды *Gleorogus*, *Spongipellis*).

У большинства видов ткань белая или светло-окрашенная буроватая, древесинно-желтая, кремовая, розоватая. Среди пориевых грибов несколько видов имеют бурую ткань. Небольшая группа трутовиков характеризуется яркой окраской ткани — киноварно-красного, оранжевого, желтого, глинистого цвета. Как правило, эти грибы хорошо группируются в гомогенные роды.

Поверхность шляпки может быть покрыта плотной коркой или тонкой кожей. В тех случаях, когда корки или кожицы нет, поверхность у разных трутовиков различается по степени опушения — от голой, шероховатой или бархатистой до волосистой или щетинистой. Поверхность шляпки может также быть ровной или с чередующимися (иногда отличающимися по окраске и степени опушенности) зонами, гладкой, радиально или концентрически морщинистой или бороздчатой. Окраска поверхности шляпки и гименофора может совпадать с цветом ткани и трубочек, но может и отличаться, быть более яркой. Особенно изменчива окраска белых плодовых тел грибов из подсемейства *Turomycetoideae*. От прикосновения и при высушивании они часто покрываются желтыми или бурыми пятнами, буреют и даже чернеют.

Форма гименофора у большинства пориевых грибов трубчатая: он состоит из одного или нескольких слоев сросшихся боками трубочек. У некоторых видов трубочки расщепляются с образованием лопатчатых или зубчатых выростов или шипов, как, например, у *церрены одноцветной* (*Cerrena unicolor*) или у *ирпекса млечного* (*Irpex lacteus*). Недоразвитие боковых стенок трубочек привело к образованию лабиринтовидного (дедалеевидного — по названию рода *дедалей*) или пластинчатого (лензитесовидного — по названию рода *лензитес*) гименофора.

Плодовые тела трутовых грибов слагаются гифами. В наиболее простом случае гифы однородны — имеют тонкие стенки, пряжки или простые перегородки. Такой наиболее примитивный тип гифальной системы называется мономитическим. Таким типом обладают однолетние плодовые тела, обычно тяготеющие к влажным местообитаниям. В более сложных случаях наблюдается дифференциация: от генеративных гиф отходят толстостенные гифы неограниченного роста, обычно прямые или слегка извилистые, без перегородок и пряжек, быстро теряющие плазменное содержимое. Эти гифы получили название скелетных, по-

скольку выполняют механическую функцию в плодовом теле. Тип гифальной системы с таким строением называется димитическим. Такое же название носит гифальная система, где наряду с генеративными появляются сильно извитые, густо ветвящиеся толстостенные гифы ограниченного роста, получившие название связывающих. Они также выполняют механическую функцию в плодовом теле. Такой тип гифальной системы, по предложению Крайзеля, называют иногда амфимитическим. Димитическое со скелетными гифами строение имеют трутовики, развивающиеся на живых деревьях или толстых стволах, многолетние; амфимитическое — обычно однолетние, имеющие более сложную конфигурацию плодового тела, например, виды рода *полипорус*. Если в формировании плодового тела участвуют гифы всех трех типов, развивается тримитическая гифальная система. Такой тип свойствен плодовым телам, существующим 2—4 года, распространенным в разнообразных, в том числе антропогенных, местообитаниях. Это деление отчасти условно, так как имеются исключения, но тенденция к такому рода корреляциям прослеживается четко.

Из стерильных элементов гимения пориевые грибы имеют иногда цистиды — толстостенные выросты скелетных гиф, порой имеющие головчатую или сплошную инкрустацию кристалликами щавелевокислого кальция, иногда других соединений. Цистидиолы, базидиолы — тонкостенные аналоги базидий или цистид — также присутствуют в гимении некоторых видов.

Оболочки спор (род *Аномопория*), цистид (род *Amylocystis*), гиф (род *Amylorporia*) иногда содержат растворимый крахмал и в этом случае демонстрируют амилоидную реакцию с реактивом Мельцера (под действием пода появляется синее окрашивание). Адсорбция метилового синего стенками гиф или спор может также служить диагностическим признаком (цианофильность структур).

Споры различаются по форме от цилиндрических до шаровидных. Как правило, они тонкостенные, но могут иметь и утолщенные стенки. Орнаментированные оболочки спор характерны для других семейств, у пориевых они отсутствуют за редким исключением (роды *Heterobasidion*, *Rachykytospora*). Окрашенных спор в семействе пориевых нет.

На живых деревьях растут сравнительно немногие виды трутовиков, большая часть их поражает мертвую древесину. Узкая специализация по породам-хозяевам редко встречается у трутовых грибов, причем наибольшее количество узкоспециализированных видов приходится на долю гименохетовых грибов, среди пориевых таких видов почти нет. В то же время «всеядных» видов также немного: чаще всего трутовики приурочены к хвойным либо лиственным породам. Такая не слишком узкая специализация служит причиной того об-

стоятельства, что трутовики не следуют за своими породами-хозяевами до границ их ареала. Однако при наличии в данной местности нескольких пород, на которых тот или иной гриб способен развиваться, он будет поражать одну-две породы, не более. В другом географическом районе тот же гриб будет оказывать предпочтение другим хозяевам из числа доступных ему субстратов. Здесь, по-видимому, играет роль естественно-исторический фактор, связанный с центрами происхождения грибов и их пород-хозяев.

Приуроченность к тому или иному местообитанию (типу леса, пойме и т. д.) определяется прежде всего наличием подходящего субстрата, т. е. породы. Дополнительное значение имеют основные экологические факторы — влажность и освещенность местообитания. Специфику типа леса составляя виды, растущие на основной лесообразующей породе, но отсутствующие в других типах лесов с той же главной породой (например, различные типы еловых или сосновых лесов). Для развития плодовых тел трутовиков необходим определенный минимум освещенности, но в природных условиях предпочтение той или иной экологической нише определяется не инсоляцией как таковой, а связанными с нею изменениями режима влажности. Ненарушенные природные местообитания имеют свою специфическую микобиоту. Следствием антропогенных воздействий является изменение видового состава в сторону массового развития «сорных» тримитических видов и значительного сокращения видового разнообразия.

Пориевые грибы растут на пнях, сухостое или на валежной древесине в различных стадиях разложения, переходя с нее иногда на другие растительные остатки или на почву. Некоторые виды приурочены к живым деревьям.

Виды рода *аномопория* (*Anomoporia*) можно обнаружить на сильно разрушенной древесине. Срок существования их плодовых тел исчисляется немногими неделями. Их широко простирающиеся по субстрату мягкокожистые пленки часто снабжены шнурами (ризоидами) по краю. Поры на периферии плодового тела закладываются как сетчатые. Споры от эллипсоидальных до шаровидных. Их оболочка в реактиве Мельцера окрашивается в голубой или серо-лиловый цвет (амилоидная реакция). Виды этого рода растут на древесине хвойных и лиственных пород. Вызывают бурую гниль.

Аномопория атласная (*Anomoporia bombycina*) изредка встречается во влажных хвойных лесах на сильно разрушенной древесине ели и сосны. Гриб легко отличается от других резупинатных видов неправильными крупными порами и грязно-фиолетовым оттенком поверхности мягкопленчатого плодового тела (рис. 154).

Аномопория камчатская (*A. kamtschatica*) по признакам плодового тела близка к виду *фибулопория кремовая* (см. далее), но отличается

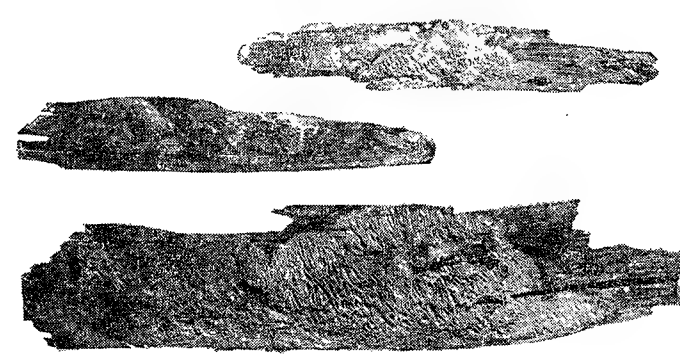


Рис. 154. Аномопория атласная (*Anomoporia bombycina*).

ся сильно амилоидными спорами (рис. 155). Гриб найден на Камчатке.

Род *фибулопория* (*Fibuloporia*) объединяет виды с белыми или желтоватыми, мягкопленчатыми, иногда несколько восковидными плодовыми телами. Стерильный паутинисто-волокнистый край часто с ризоморфами. Споры у представителей рода от цилиндрических до почти шаровидных, с тонкими, гладкими, неамилоидными стенками. Плодовые тела растут на гнилой древесине хвойных и лиственных пород. Вызывают белую гниль.

Фибулопория Донка (*Fibuloporia donkii*) растет на гнилой древесине многих лиственных и некоторых хвойных пород (на сосне, ели), обычно во влажных смешанных лесах. Распространен гриб широко, но встречается редко.

Фибулопория кремовая (*F. cremea*) найдена на валежных стволах и ветвях тополя и ивы в пойменных лесах Камчатки. Как и другие виды этого рода, ассоциируется с белой гнилью (рис. 156).

Род *тиромицес* (*Turomyces*) — один из самых крупных в системе. Хотя многие виды, ранее относимые к этому роду, были со временем из него выделены в самостоятельные роды, он все еще ос-

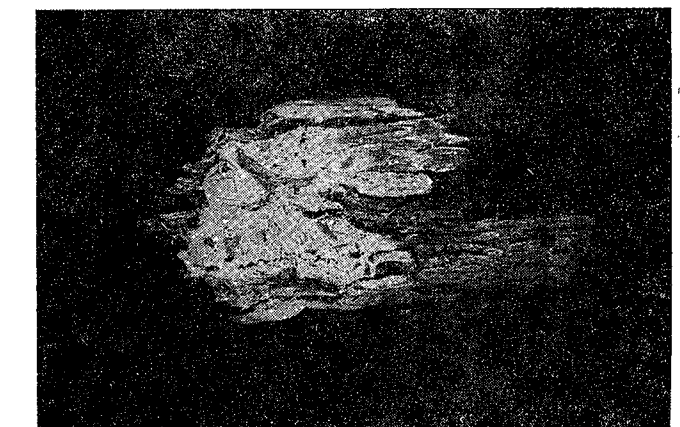


Рис. 155. Аномопория камчатская (*Anomoporia kamtschatica*).



Рис. 156. Фибулопория кремовая (*Fibuloporia cremea*).

тается гетерогенным. Плодовые тела здесь различной формы — от распростертых до сидячих, одиночные, черепитчатые или срастающиеся боками по длине субстрата. Консистенция плодовых тел мягкая — мясистая, волокнистая, иногда мягкокожистая. При высыхании некоторые плодовые тела становятся хрупкими, крошащимися, другие твердеют. Грибы этого рода развиваются на древесине хвойных и лиственных пород, часто уже достаточно разрушенной. Многие виды растут на валежных ветвях. Вызываемая гниль преимущественно бурая, но некоторые виды вызывают белую гниль. Плодовые тела в свежем состоянии, как правило, белые, но при высыхании и от прикосновения часто покрываются бурыми или желтыми пятнами или вообще изменяют окраску на бурую или желтую различных оттенков.

Тиромицес вязущий (*Tyromyces stipticus*) — один из обычных грибов северной и средней тайги. Развивает относительно крупные сидячие или распростерто-отогнутые плодовые тела (шириной до 8 см), вначале белые, при высыхании желтеющие, на вкус горькие. Появляются они в середине августа и сохраняются до глубокой осени в умеренно влажных хвойных лесах. Гриб приурочен к хвойным породам (сосне, ели). Растет на валежных стволах, пнях, отмечен также на обработанной древесине.

Тиромицес ломкий (*T. fragilis*) также растет на

хвойных породах в смешанных и хвойных лесах. Довольно обычен в умеренной зоне и отличается относительно крупными для этого рода (шириной до 5—6 см) плодовыми телами. Поверхность шляпок иногда неясно зональная, опушенная до коротко щетинистой, с радиально расположенными бурыми штрихами (рис. 157). От прикосновения и при высыхании покрывается бурыми пятнами с ржавым оттенком. В сухом виде шляпка может быть совсем бурой. Ткань мясистая, при высыхании твердая и ломкая.

Тиромицес опавший (*T. caesius*) также обычен во второй половине лета и осенью в северных лесах. Этот вид имеет мелкие (шириной не более 2, очень редко 3 см) шляпки белого цвета с зеленовато-голубовато-сероватым оттенком. Этот оттенок позволяет легко определить гриб. Шляпки мягкомясистые, при высыхании легко крошащиеся. Гриб растет на тонких ветвях хвойных и лиственных пород. Проявляет гигрофильные свойства и во влажную осеннюю погоду весьма обилен.

Виды рода *хапалопилус* (*Hapalopilus*) отличаются яркой окраской плодовых тел. Приурочены они к лиственным или хвойным породам. Наиболее обычен из них вид *хапалопилус гнездящийся* (*Hapalopilus nidulans*), встречаемый в течение всего вегетационного периода на отмерших ветвях или тонких стволиках лиственных пород, чаще всего березы. В виде исключения может быть найден на ели или сосне. Гриб легко узнается по средней величине (шириной 5—8 см), сидячим полосатым шляпкам рыжевато-глинистого цвета (рис. 158). Ткань мягкая, при высыхании пробковая, очень легкая. Под действием щелочей (5—10%-ный раствор КОН) плодовое тело окрашивается в лиловый цвет. Эта макрхимическая реакция позволяет безошибочно подтвердить определение.

Род *глеопорус* (*Gloeoporus*) объединяет виды с желатинозной прослойкой ткани над гимением. Растут они на мертвой древесине лиственных пород и вызывают белую гниль.

Глеопорус двухцветный (*Gloeoporus dichrous*) определяется по небольшим плодовым телам шири-

ной до 4—5 см, сидячим или распростерто отогнутым, обычно черепитчато расположенным или сливающимися боками по длине субстрата. Верхняя поверхность шляпок белая, войлочно опушенная. Поверхность трубчатого слоя от рыже-инкарнатной до черновато-пурпуровой. Растет этот гриб на старых пнях и крупномерном валежнике лиственных пород, обычно березы, осины, ольхи, дуба, бука. Может быть найден и на ветвях. Изредка встречается на хвойных породах или на плодовых телах трутовиков. В сборах попадает редко, в основном на европейской части СССР и на Кавказе.

Глеопорус бахромчатый (*G. pannocinctus*) обитает на валежной древесине лиственных пород: ольхе, грабе, липе, буке и некоторых других. В виде исключения может развиваться на хвойных. Редкий вид. Встречается чаще в пойменных лесах. Известен из Прибалтики, с Северо-Запада и с Кавказа. Вне СССР описан в Западной Европе.

Виды рода *бьеркандера* (*Bjerkandera*) связаны преимущественно с тропиками, но вид *бьеркандера опаленная* (*B. adusta*) широко распространен в лесах умеренной зоны северного полушария. Плодовые тела этого гриба в большом количестве наблюдаются начиная с июля и до глубокой осени на пнях, валежнике, сухостое и заготовленной древесине березы, ольхи, реже других лиственных пород. Распространен гриб в более или менее сухих хвойных, смешанных и лиственных лесах, на открытых местах, у дорог, в прибрежных зарослях. В мягкие зимы сохраняет жизнеспособность. Поверхность небольших, как правило, черепитчато расположенных шляпок белая, опушенная. Гименофор серый. На поперечном срезе через плодовое тело между тканью и слоем трубочек видна темная линия. Мелкие поры и серая окраска гименофора являются характерными признаками этого гриба.

Юнгуния отделяющаяся (*Junghunia separabilima*) образует слабо приросшие, нежные, беловатые, постепенно (начиная с центра) становящиеся розоватыми или рыжевато-терракотовыми распро-

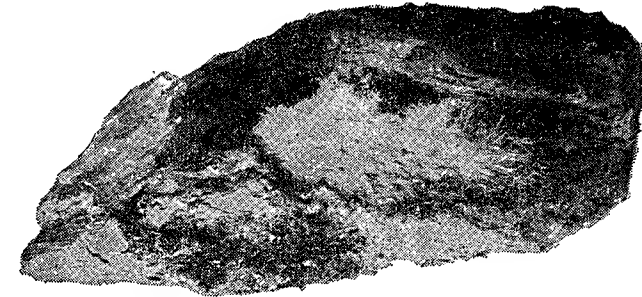


Рис. 159. Юнгуния отделяющаяся (*Junghunia separabilima*).

стертые плодовые тела (рис. 159). Край плесневидный, местами переходящий в тонкие шнуры. Для этого гриба, как и для всего рода, характерно наличие в гимении инкрустированных цистид. Редкий вид. Плодовые тела могут быть найдены в течение всего вегетационного периода в лиственных и смешанных лесах, на валежных ветвях и древесине березы, дуба, бука, а также иногда сосны и старых плодовых телах трутовиков.

Инкрустопория белоснежная (*Incrustoporia nivea*) распространена в умеренном поясе северного полушария достаточно широко. Этот гриб развивается на опавших толстых ветвях, изредка на стволах лиственных, иногда хвойных пород. Плодовые тела этого гриба распростерто-отогнутые, часто сливающиеся по длине субстрата, обычно с узким отгибом шляпки. Отличается мелкими порами (6—8 пор на 1 мм) и белой окраской плодового тела. При высыхании и от повреждения может покрываться желтыми пятнами. Свежие плодовые тела относительно мягкие, при высыхании становятся очень твердыми (рис. 160).

Интерес представляет небольшой род *церрена* (*Cerrena*). В умеренном поясе северного полушария распространен вид *церрена одноцветная* (*Cerrena unicolor*). Сидячие и распростерто-отогнутые плодовые тела этого вида встречаются с начала июня и до глубокой осени на толстых вет-



Рис. 157. Тиромицес ломкий (*Tyromyces fragilis*).

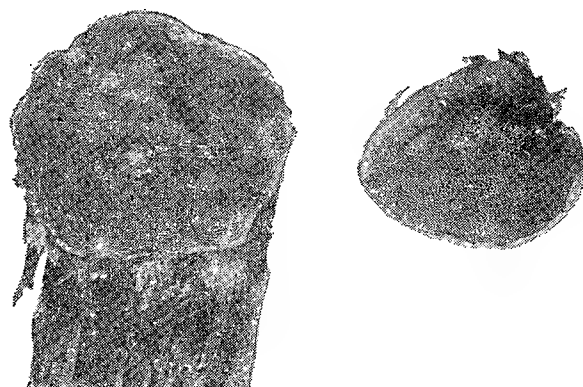


Рис. 158. Хапалопилус гнездящийся (*Hapalopilus nidulans*).

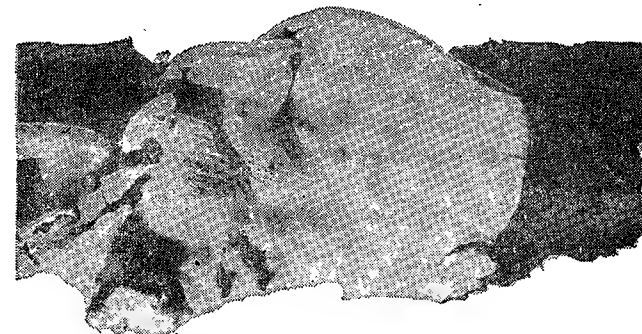


Рис. 160. Инкрустопория белоснежная (*Incrustoporia nivea*).

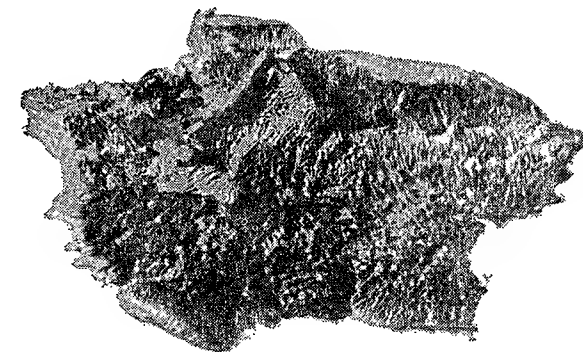


Рис. 161. Кориолус красно-бурый (*Coriolus cervinus*).

вах сухостойных и валежных стволов лиственных пород — березы, ольхи и некоторых других. Старые шляпки быстро разрушаются насекомыми. Встречается этот гриб в сухих и умеренно влажных лесах, у дорог, на опушках, близ жилищ. Характерным признаком плодовых тел является щетинистое опушение шляпок при наличии рассеченного гименофора. На поперечном разрезе между тканью и трубочками видна темная линия. Тропическим двойником этого вида можно считать *церрену крупную* (*C. maxima*). Этот гриб также широко распространен в различных местообитаниях на многих лиственных породах. Исследования показали, что последний вид обладает сильнодействующими лигнинолитическими ферментами.

В различных условиях широко распространены виды рода *кориолус* (*Coriolus*).

Кориолус красно-бурый (*Coriolus cervinus*) поселяется на валежнике различных лиственных пород: дубе, ясене, грецком орехе, шелковице, вишне, яблоне, тополе, осине, березе, вязе и других, как исключение — на хвойных (рис. 161). Этот трутовик распространен по всей европейской части СССР и на Кавказе, но преимущественно в южных районах, изредка в Сибири. Он вызывает белую гниль. Гниение активное.

Кориолус волосистый (*C. hirsutus*) встречается как сапротроф на многих лиственных породах, а как исключение — на ели и пихте. Космополит.



Рис. 162. Кориолус многоцветный (*Coriolus versicolor*).

Гниль этого трутовика белая, кольцевая. Пораженная грибом древесина распадается на тонкие пластинки по годичным слоям.

Кориолус многоцветный (*C. versicolor*, рис. 162) встречается как сапротроф на многих лиственных породах, в исключительных случаях — на ели. Космополит. Вызывает белую, активно развивающуюся гниль. Этот трутовик типичен на дровах и заготовленной древесине.

Небольшой род *лензитес* (*Lenzites*) характеризуется плодовыми телами кожистой или пробково-кожистой консистенции с пластинчатым или лабиринтоидным гименофором.

В умеренном поясе широко распространен *лензитес березовый* (*Lenzites betulina*). Этот гриб повсеместно встречается на пнях, сухостойных и валежных стволах и толстых ветвях березы. Приурочен к влажным лесам, но обычен также близ дорог и жилищ. Может расти на обработанной древесине. Известен как домовый гриб. В тропическом поясе не менее широко распространен *лензитес элегантный* (*L. elegans*, рис. 163). Этот гриб также приурочен к лиственным породам и также способен расти как в лесах, так и в зоне антропогенного влияния. Плодовые тела обоих видов охотно поедаются насекомыми.

На Дальнем Востоке на отмирающих и мертвых ветвях лиственных пород встречается редкий гриб *поронидулус раковинчатый* (*Poronidulus conchifer*). Кожистые шляпки этого гриба (шириной 5—7 см) беловатого или кремового цвета несут на поверхности небольшие наросты — «чашки» или «раковины», отграниченные от основной ткани шляпки тонкими темными зонами, видимыми на срезах как темная линия. Гриб вызывает белую гниль.

Виды рода *пикнопорус* (*Russulorogus*) отличаются киноварно-красным цветом плодовых тел. *Пикнопорус киноварно-красный* (*Russulorogus cinnabarinus*) широко распространен в умеренном поясе. Встречается в умеренно влажных лесах на древесине лиственных пород (осины, ольхи, березы, рябины). Как исключение может быть найден на ели. Растет с середины июля по октябрь. Находки, как правило, единичны, и относительное изобилие плодовых тел можно наблюдать только в заповедных лесах. *Пикнопорус кровавый* (*P. sanguineus*) приурочен к тропикам, но встречается на юге Дальнего Востока. Этот вид обладает сильной антибиотической активностью, а для обоих видов можно предполагать антибластическую активность. В пределах своего ареала вид пикнопорус кровавый распространен значительно шире и является самым обычным грибом у дорог, на заборах, заготовленной древесине и т. д. Оба вида вызывают белую гниль.

Дедалеопсис бугристый (*Daedaleopsis confragosa*) обитает на различных лиственных породах, особенно иве, березе, ольхе, орешнике. Обычно этот гриб встречается в умеренной зоне европей-

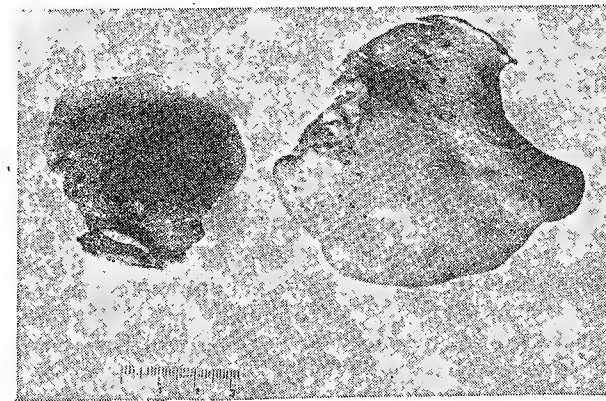


Рис. 163. Лензитес элегантный (*Lenzites elegans*).

ской части СССР и в Сибири, распространен практически по всей нашей стране. В европейской части преобладает *f. rubescens*, в Сибири — *f. sibirica*, на Кавказе и Дальнем Востоке *var. tricolor*, хотя возможно во всех этих районах нахождение также других форм и разновидностей. Вне СССР этот трутовик довольно широко распространен в северном полушарии. Он вызывает белую гниль.

Род *гексагония* (*Hexagonia*) приурочен к тропикам. Входящие в него виды развиваются на лиственных породах и вызывают белую гниль.

Гексагония тонкая (*Hexagonia tenuis*) широко распространена в тропиках Старого и Нового Света, встречается на многих лиственных породах в относительно сухих местообитаниях (рис. 164). *Гексагония гидноидная* (*H. hydroides*) относится к числу обычных тропических видов в сухих лесах, а также на вырубках, опушках, у дорог и вблизи жилищ. В отличие от других видов этого рода гексагония гидноидная характеризуется очень мелкими порами (рис. 165). Гриб легко узнается по буро-коричневым сидячим шляпкам с густым щетинистым покровом.

Самый распространенный и известный гриб из семейства пориевых — *настоящий трутовик* (*Fomes fomentarius*, рис. 166). Бурые, с толстой серой коркой копытообразные плодовые тела этого вида можно встретить повсеместно в большом количестве. Растет он в лесах, парках, у дорог и жилищ, на пнях, сухостойных и валежных стволах, очень редко на живых деревьях березы, осины, ольхи и других лиственных пород.

Своеобразен гриб *пахикитоспора бугорчатая* (*Pachykytospora tuberculosa*, рис. 167). Толстые распростертые плодовые тела его инкарнаторозового, палевого, розово-бледно-фиолетового цвета, в свежем состоянии очень красивы. Споры у этого гриба крупные, длиной до 12—15 мкм, толстостенные, слегка скошенные у основания и радиально-штриховатые. По строению спор некото-

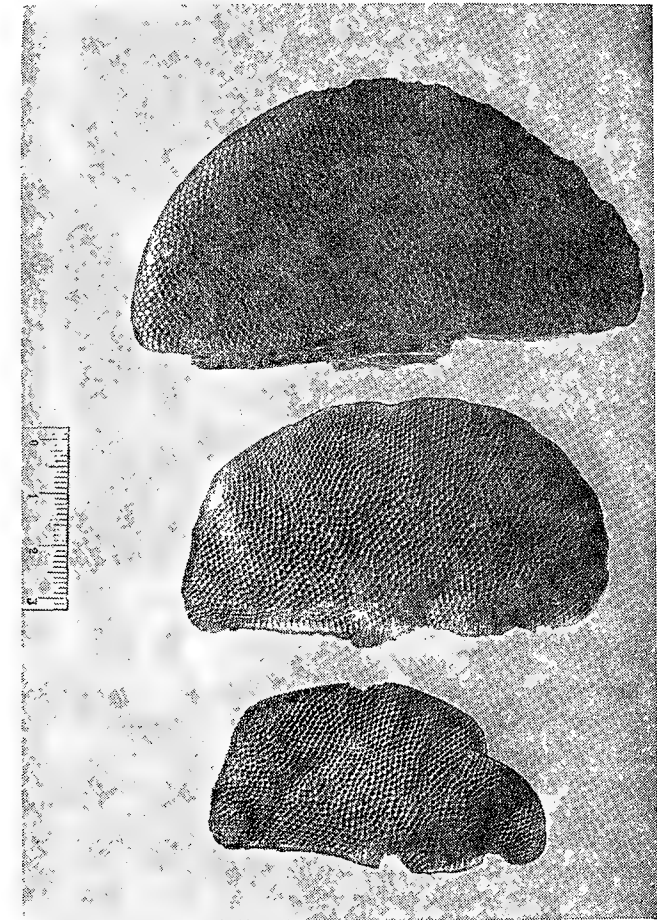


Рис. 164. Гексагония тонкая (*Hexagonia tenuis*). Плодовые тела со стороны гименофора.

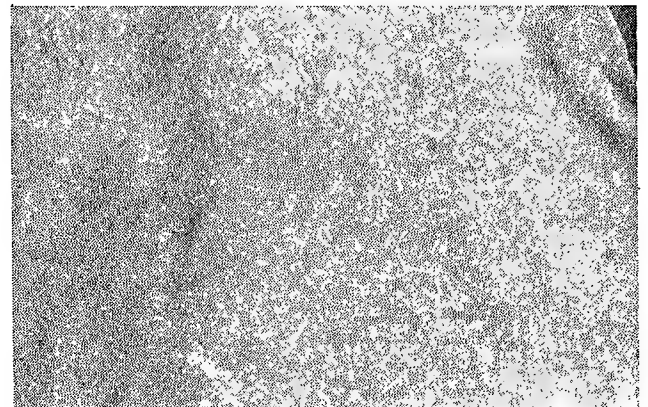


Рис. 165. Гексагония гидноидная (*Hexagonia hydroides*).

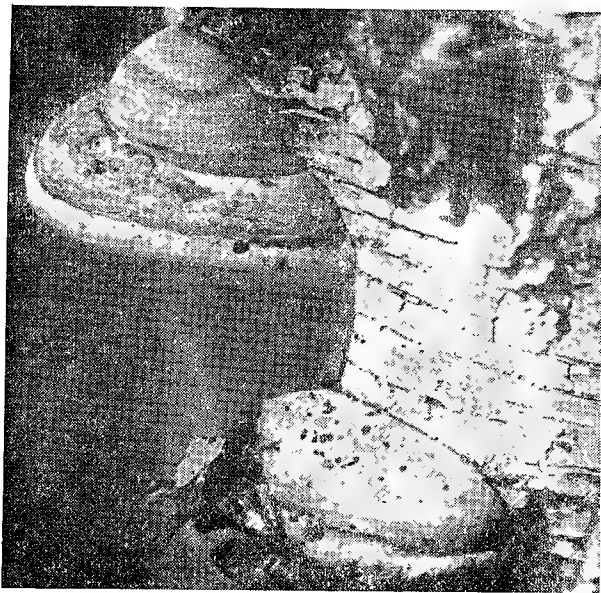


Рис. 166. Трутовик настоящий (Fomes fomentarius).

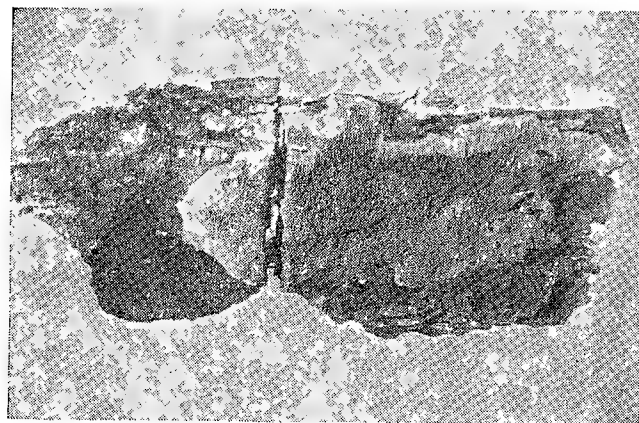


Рис. 167. Пахикитоспора бугристая (Pachykytospora uberculosa).

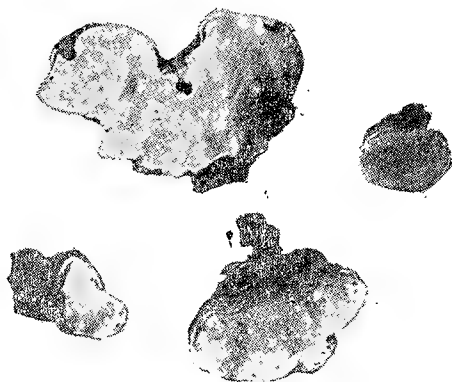


Рис. 168. Корневая губка (Heterobasidion annosum).

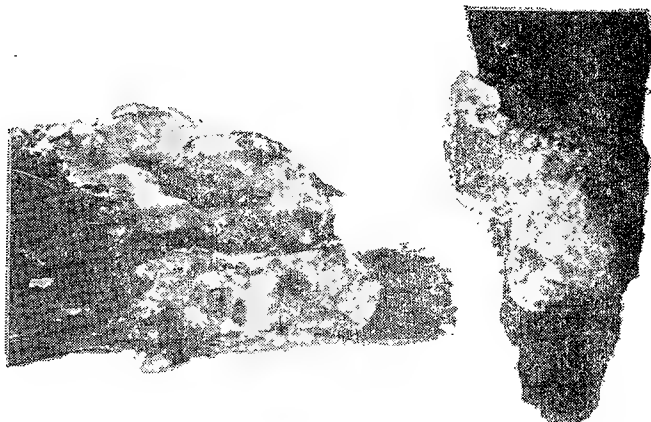


Рис. 169. Антродия Линдблада (Antrodia lindbladii).

рые специалисты относят этот гриб к семейству ганодермовых.

В маленьком роде *гетеробазидион* (Heterobasidion) широкой известностью у лесопатологов пользуется гриб *корневая губка* (Heterobasidion annosum). Гриб обитает на хвойных, изредка лиственных породах (ольхе, березе, буке), на корнях, выступающих из земли, в комлевой части ствола, часто на живых деревьях. В СССР распространен повсеместно (обильно либо редко). Вызывает пеструю пиевую гниль хвойных пород (сосны, пихты, реже ели и кедра). Корневая губка — опасный патоген, вызывающий массовое отмирание деревьев (рис. 168).

Грибы рода *фомитопсис* (Fomitopsis) растут на мертвой древесине, изредка встречаются на живых ослабленных деревьях. Это многолетние грибы со слоистым гименофором. Вызывают бурую гниль.

Трутовик окаймленный (Fomitopsis pinicola) широко распространен в качестве сапротрофа на многих лиственных и хвойных породах в умеренной климатической зоне. Изредка выступает как раневый паразит ослабленных деревьев. Гриб довольно активен и может вызывать сплошную гниль.

Трутовик розовый (F. rosea) поселяется на отмерших стволах и пнях почти исключительно хвойных пород, из лиственных отмечен на черешне и вязе. Распространен он по всей территории Советского Союза, но преимущественно в европейской части.

В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке широко распространен другой, близкий к этому вид — *трутовик Каяндера* (F. sajanderi).

В род *антродия* (Antrodia) входят виды с распростерто-отогнутыми или сидячими плодовыми телами, с кожистой тканью. Вызываемая ими гниль носит деструктивный характер.

Белый домовый гриб (Antrodia sinuosa) обитает на пнях, стволах, валежной древесине хвойных

пород, чаще всего сосны. Он широко распространен как домовый гриб в постройках и сооружениях открытого типа. Вызываемое грибом гниение протекает очень активно.

Антродия рядовая (A. serialis) — один из обычных грибов в хвойных лесах на пнях, обломанных и отмерших стволах и валежной древесине хвойных пород, особенно ели. Распростертые плодовые тела этого гриба на вертикальном субстрате приобретают вид натеков и маленьких желвакообразных шляпок. Этот вид часто встречается на обработанной древесине, на мостах, заборах, крепи в шахтах, а также в постройках. Вызываемое грибом гниение активное.

Антродия Линдблада (A. lindbladii) отличается распростертыми плодовыми телами с белым стерильным краем и серым гименофором. Гриб распространен во всей умеренной зоне северного полушария, но встречается нечасто. Он растет на гниющих стволах, пнях и толстых ветвях хвойных (ель, пихта, сосна), очень редко лиственных пород. Плодовые тела появляются в первую половину лета и сохраняются до конца сезона (рис. 169).

Грибы рода *дедалея* (Daedalea) вызывают бурую гниль древесины. Растут они на сухостое, валежнике, пнях и обработанной древесине лиственных пород. Характерными чертами этого рода являются лабиринтовидный (дедалеевидный), переходящий в пластинчатый гименофор, и сидячие или распростерто-отогнутые, толстые буроватые плодовые тела.

Дубовая губка (Daedalea quercina, рис. 170) — многолетний гриб. Он поселяется на пнях и мертвых стволах широколиственных пород (дуба, бука, каштана), а также на обработанной древесине. Встречается дубовая губка повсеместно как один из самых обычных грибов.

Дедалея Диккинса (D. dickinsii, рис. 171, 172) обитает на сухостое и валежнике дуба монгольского и березы даурской. Нередко этот гриб встречается в Приморском крае (Дальний Восток).

Бурую ткань, пластинчатый или лабиринто-видный гименофор имеют представители рода *глеофиллум* (Gloeophyllum). Они вызывают бурую деструктивную гниль.

Заборный гриб (Gloeophyllum sepiarium) обитает на пнях, валежных стволах и ветвях различных хвойных пород, а также на обработанной древесине, особенно в сооружениях открытого типа (мостах, заборах, сваях, шпалах и т. д.). Он может быть занесен на склады и там развиваться как домовый гриб. В виде исключения встречается на лиственных породах (осине). Распространен этот трутовик повсеместно, преимущественно в северном полушарии. Он вызывает бурую, активно развивающуюся гниль.

Глеофиллум пихтовый (G. abietinum) поселяется на древесине хвойных пород, чаще на ели и пихте. Он распространен практически по всей нашей стране, но встречается редко. Вне СССР гриб

найден в умеренной и субтропической зонах Старого Света. Этот глеофиллум вызывает бурую, активно развивающуюся гниль. Он встречается в шахтах и подвалах, на обработанной древесине хвойных (рис. 173).

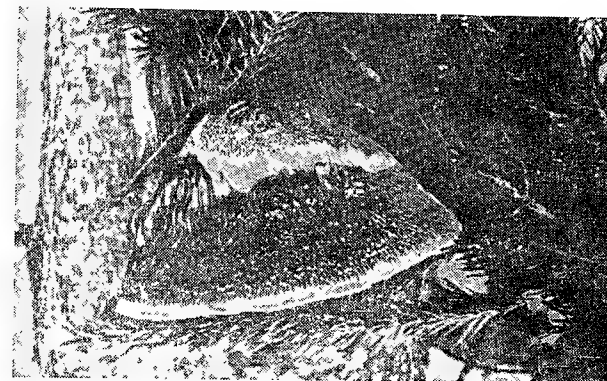


Рис. 170. Дубовая губка (Daedalea quercina).

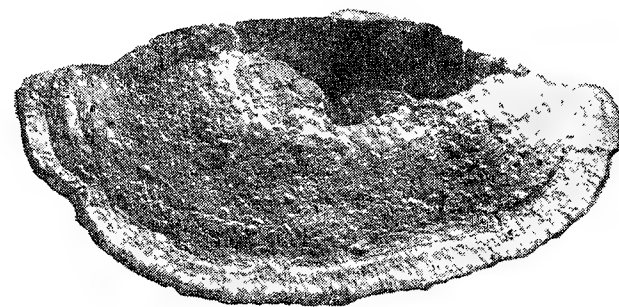


Рис. 171. Дедалея Диккинса (Daedalea dickinsii).

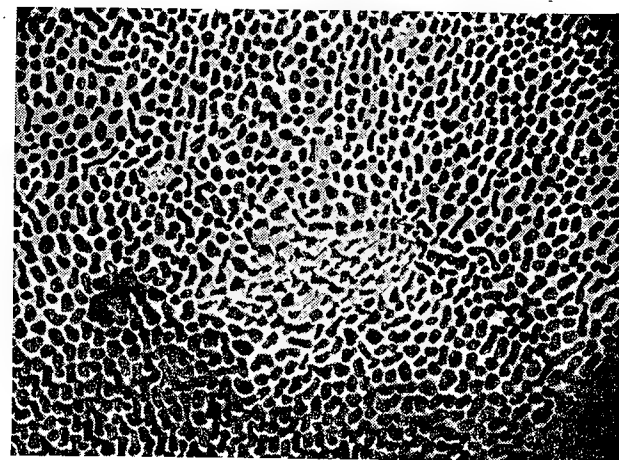


Рис. 172. Дедалея Диккинса (Daedalea dickinsii).

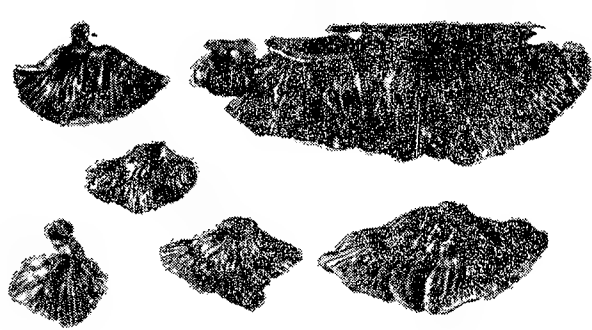


Рис. 173. Глеофиллум пихтовый (*Gloeophyllum abietinum*).

Глеофиллум бревенчатый (*G. trabeum*) живет на пнях, валежнике и обработанной древесине лиственных, изредка хвойных пород. В СССР встречается редко, но известен для всех районов, кроме Средней Азии и Дальнего Востока. Кроме того, этот гриб встречается в умеренной зоне северного полушария. Он вызывает бурую деструктивную гниль.

СЕМЕЙСТВО ПОЛИПОРОВЫЕ (POLYPORACEAE)

В традиционной систематике в семейство с таким названием включали все трутовики, т. е. все грибы с жесткомясистой, волокнистой, кожистой и деревянистой тканью и трубчатым гименофором. Однако в современных системах семейство принимается в значительно более узких границах. Объем группы собственно полипоровых грибов, как и их положение в системе, остается до сих пор предметом дискуссий. Полипоровые грибы в узком смысле объединяют такие признаки, как наличие зачаточной или хорошо развитой ножки у плодовых тел, белая или беловатая, пробково-кожистая, кожистая, жестко мясистая или волокнистая ткань, наличие кожицы или тонкой корки на поверхности шляпки. Гименофор полипоровых грибов однослойный, трубчатый или радиально-ячеистый, иногда пластинчатый. Тип гифальной системы относительно разнообразен: номитическая с пряжками или без них или димитическая со связывающими гифами (амфимитическая). В гимении изредка наблюдаются цистиды и дендрогифиды. Споры у большинства видов цилиндрические или веретеновидные, крупные (длиной 8 мкм и более), хотя имеются исключения. Полипоровые грибы развиваются на древесине, вызывая белую или бурую гниль. Перечень признаков показывает, что, несмотря на небольшой объем, группа остается гетерогенной, так что возможно дальнейшее сужение границ семейства за счет отделения конвергентных видов.

Род *пипторпус* (*Piptoporus*) включает виды с однолетними приплюснуто-копытообразными плодовыми телами, имеющими суженное, ножкообразное основание, переходящее иногда в корот-

кую боковую (или почти центральную) ножку. Шляпка выпуклая или плоская, покрытая заметной тонкой кожицей или коркой, которая у старых плодовых тел растрескивается и местами отпадает. Ткань белая или светлая, мясисто-пробковая, клочкообразная, довольно мягкая. Трубочки короткие, неслоистые, отделяющиеся от ткани. Пores мелкие, правильные, чаще толстостенные. Споры у представителей рода цилиндрические, удлинненно-эллипсоидные, бесцветные, гладкие, тонкостенные.

Поскольку плодовые тела обычно довольно крупные, они развиваются на отмерших, редко живых стволах, сухостое и пнях лиственных пород. Представители этого рода, как правило, узко специализированы на одной или немногих породах деревьев — березе, осине, вязе и др. Грибы этого рода вызывают бурую гниль.

Березовая губка (*Piptoporus betulinus*) — тип рода и наиболее характерный его представитель. Этот гриб широко распространен в лиственных и смешанных лесах умеренной зоны, а также на опушках и у дорог, на отмерших, изредка еще живых стволах березы. Плодовые тела появляются обычно в конце лета, при полном развитии диаметром до 10—20 см. Внешний вид гриба очень характерен: округлая шляпка, выпуклая сверху, с плоским, поздно развивающимся гименофором, окруженным валикообразным, затем сравнивающимся с поверхностью краем. Поверхность шляпки покрыта толстой сероватой гладкой коркой, что также отличает плодовые тела березовой губки от других грибов.

В состав рода *полипорус* (*Polyporus*) входят виды, плодовые тела которых имеют боковую, центральную или эксцентрическую ножку, жесткомясистую, мясисто-кожистую или волокнистую ткань. Поверхность шляпки покрыта кожицей, иногда растрескивающейся на чешуйки. Гименофор трубчатый или ячеистый, трубочки не отделяются от ткани. Вся ножка или ее нижняя часть часто черного цвета. Споры у представителей этого рода цилиндрические или веретеновидные, длиной более 8 мкм.

Трутовик чешуйчатый — *пестрец*, или *заячник* (*Polyporus squamosus*), встречается на живых и мертвых стволах широколиственных пород в умеренной зоне всего земного шара. Этот трутовик вызывает белую центральную гниль, иногда опасен как раневой паразит. Плодовые тела гриба съедобны.

Полипорус изменчивый, или *трутовик изменчивый* (*P. varius*), обычно растет с середины лета до поздней осени на пнях, сухостое и валежнике березы, ольхи, ивы, липы, дуба, ясеня, яблони и других лиственных пород. Изредка встречается на живых деревьях. Обычен в лесах умеренной зоны, встречается в старых парках и садах. Гриб вызывает белую, активно развивающуюся гниль. Известно несколько форм и разновидностей этого

очень изменчивого вида, из которых наиболее обычна var. et f. *elegans*.

Полипорус черноногий (*P. melanopus*, рис. 174) растет на старом валежнике, опавших ветвях или сухих корнях (покрытых землей) различных лиственных пород (березе, ольхе, дубе и др.). Как исключение обитает на хвойных (пихта). Распространен по всем умеренным областям СССР до Дальнего Востока включительно, но встречается редко. Описано много форм этого гриба, некоторые из них значительно отличаются по внешнему виду от основной, напоминая *P. ciliatus* и отличаясь от него главным образом черной ножкой. Вызывает белую, активно развивающуюся гниль.

Трутовик серно-желтый (*Laetiporus sulphureus*, рис. 175) широко распространен в садах и парках европейской части СССР. Уже в начале июня на стволах дубов появляются его крупные ярко-желтые, с розоватым отливом, веерообразные плодовые тела. Располагаются они обычно черепицеобразно, так что образуют большие скопления, видные издали благодаря яркому цвету. Молодые плодовые тела этого гриба съедобны после

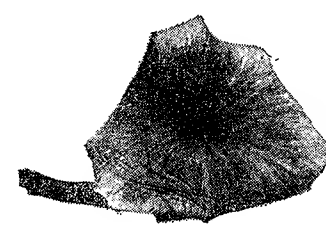


Рис. 174. Полипорус черноногий (*Polyporus melanopus*).

отваривания (отваривание необходимо не из-за ядовитых свойств гриба, а для того, чтобы размягчить слишком жесткую ткань). К середине лета заканчивается споруляция этого гриба. Плодовые тела делаются сухими, волокнистыми, тусклыми и вскоре полностью съедаются насекомыми. Это один из немногих видов, который практически всегда и в значительном количестве образует плодовые тела на пораженных деревьях.

Интересно, что в различных географических зонах этот вид предпочитает разных хозяев. В европейской части Союза он обычен на дубах, в Сибири — на лиственнице, в Средней Азии его чаще можно встретить на ильмах, а на Дальнем Востоке — на орехе маньчжурском. Растет этот гриб как в парках и городских насаждениях, так и в лесах. Вызывает бурую кубическую гниль и может служить причиной гибели деревьев.

При поражении ценных экземпляров дубов в парках применяется пломбирование дупел. Трутовик серно-желтый — один из немногих видов трутовиков, способный образовывать хламидоспоры.

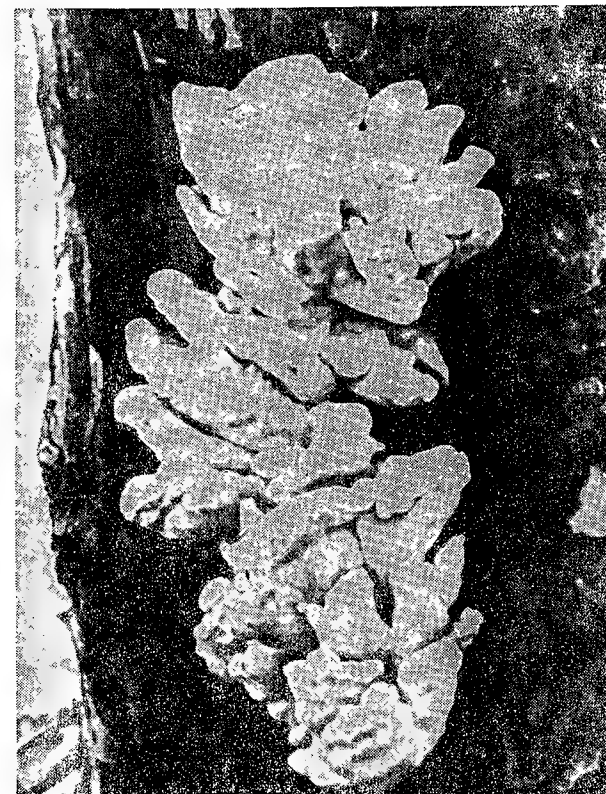


Рис. 175. Трутовик серно-желтый (*Laetiporus sulphureus*).

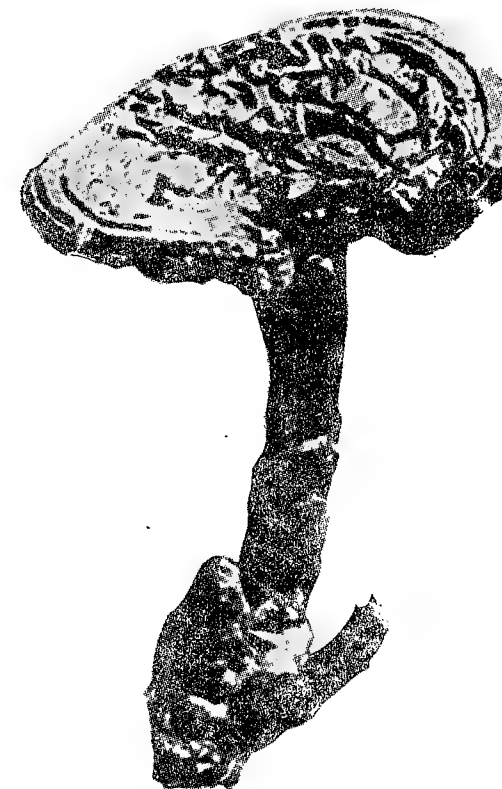


Рис. 176. Трутовик лакированный (*Ganoderma lucidum*).

СЕМЕЙСТВО ГАНОДЕРМОВЫЕ (GANODERMATACEAE)

Довольно крупное семейство, распространенное преимущественно в тропиках. Плодовые тела ганодермовых грибов сидячие, шляпкообразные или с более или менее развитой боковой или эксцентрической, реже центральной ножкой. Шляпка у представителей этого семейства покрыта толстой, блестящей, лакированной или матовой коркой. Характер клеток, составляющих корку, их расположение настолько своеобразны, что могут служить таксономическим признаком родового уровня. Для семейства характерен тримитический тип гифальной системы со скелетными гифами, древовидно разветвленными на концах, и малочисленными связывающими гифами. Некоторые виды имеют многолетние плодовые тела со слоистым гименофором, но большая часть ганодермовых грибов — одно-двухлетние. Ткань у плодовых тел со слоистым гименофором пробково-деревянистая, довольно тяжелая, у однолетних — проб-



Рис. 177. Ганодерма смолистая (*Ganoderma resinaceum*).



Рис. 178. Трутовик плоский (*Ganoderma applanatum*).

ковая, очень легкая. Своеобразие этих грибов не исчерпывается указанными признаками: для ганодермовых грибов характерны споры эллипсоидной или почти шаровидной формы с двойной оболочкой. Внутренний слой оболочки, как правило, окрашен и орнаментирован зубчатыми или бородавчатыми выростами. Наружная оболочка — эписпорий — бесцветная, гладкая. Выросты внутренней оболочки погружены в нее. Под микроскопом эти структуры образуют орнамент, различия в котором также служат диагностическими признаками.

Ганодермовые грибы редко поселяются на живых деревьях. Большая часть их — типичные сапротрофы. Так как плодовые тела ганодермовых грибов, как правило, крупного, а иногда очень крупного размера (диаметром до 1 м), то очевидно, что поселяются они на пнях и крупномерном валежнике — толстых валежных стволах или у корневой шейки сухостойных деревьев. Гниль, вызываемая представителями этого семейства, белая, коррозионного типа.

Из нескольких родов в СССР встречается только один — род *ганодерма* (*Ganoderma*).

Трутовик лакированный (*Ganoderma lucidum*, рис. 176) развивается у основания ослабленных деревьев, на сухостое и пнях дуба, бука, каштана, ореха, клена, ясеня, ольхи, реже ели и некоторых других пород. Этот гриб распространен почти повсеместно, но преимущественно в южных районах, особенно на Кавказе и в Средней Азии, причем в каждой климатической зоне проявляет наибольшую приуроченность к определенной породе. Гниль, вызываемая трутовиком, белая, неактивная.

Ганодерма смолистая (*G. resinaceum*) развивается на живых стволах, пнях и сухостое различных лиственных деревьев (дубе, буке, иве, ольхе) или на хвойных (лиственнице, секвойе). В СССР встречается редко, преимущественно в горных лесах Кавказа, Карпат, Алтая и на Дальнем Востоке. Вне СССР распространен в субтропиках и тропиках. Ассоциируется с белой гнилью (рис. 177).

Трутовик плоский (*G. applanatum*) обитает на пнях и мертвой древесине многих лиственных деревьев (особенно часто на березе) и хвойных пород, очень редко встречается на живых деревьях. Этот трутовик — космополит. Он вызывает белую или желтоватую коррозионную гниль корней и оснований стволов (рис. 178).

СЕМЕЙСТВО ГИМЕНОХЕТОВЫЕ (HYMENOSHAETACEAE)

Семейство характеризуется буроокрашенными плодовыми телами, отсутствием пряжек на гифах, наличием щетинок и щетинкоподобных элементов в гимении и ткани многих видов, тенденцией к биотрофности и относительно узкой специализацией по породам-хозяевам.



Таблица 24. Болетовые грибы:

1 — перечный гриб (*Suillus piperatus*); 2 — козляк (*S. bovinus*); 3 — болетин полоножковый (*Boletinus cavipes*); 4 — болетин азиатский (*B. asiaticus*); 5 — подольшаник (*Gyrodon lividus*); 6 — каштановик (*G. castaneus*).

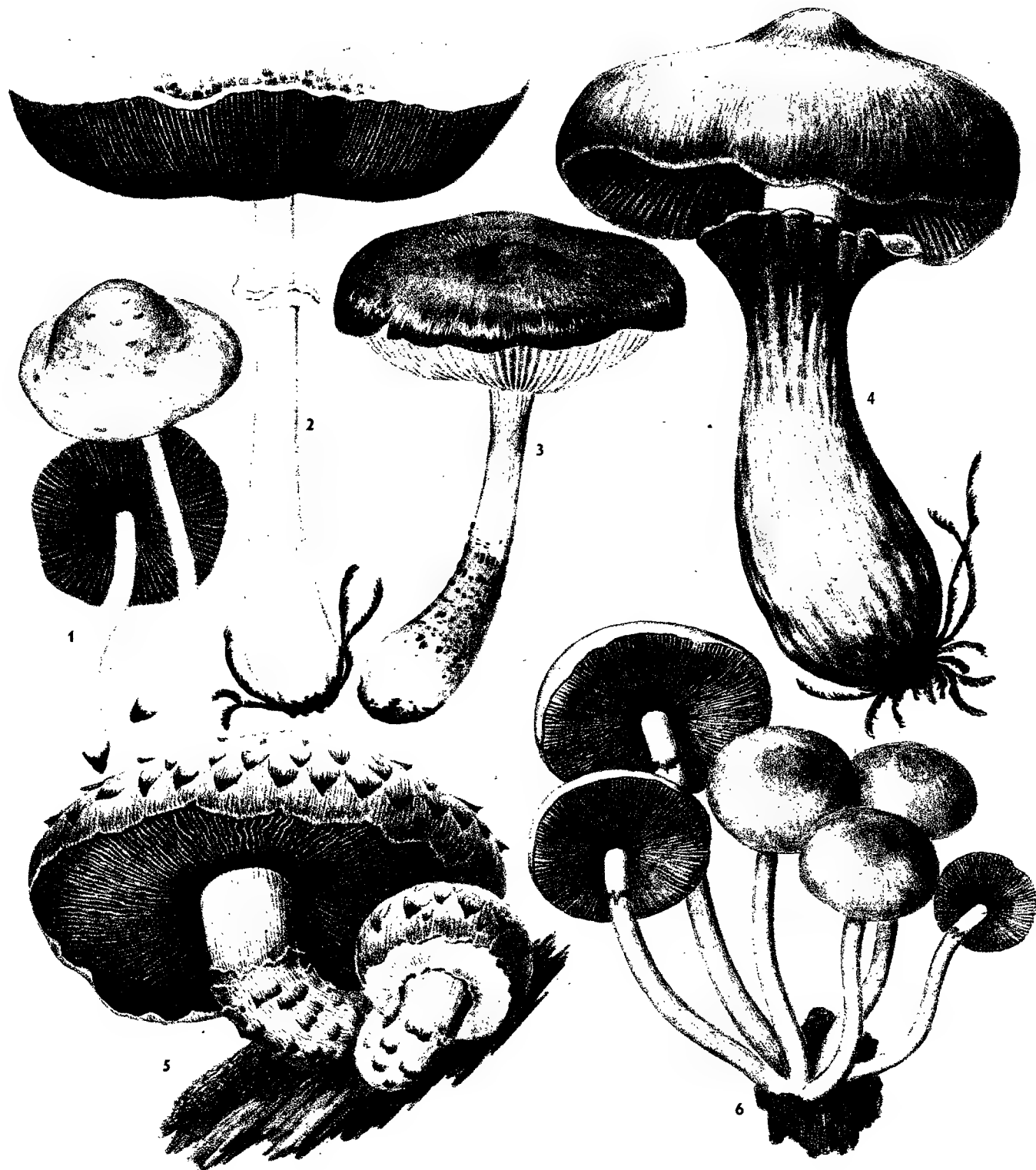


Таблица 31. Агариковые, копринусовые и строфариевые:

1 — псатирелла корончатая (*Psathyrella coronata*); 2 — хлорофиллум, или зонтик Моргана (*Chlorophyllum molybdites*); 3 — цистодерма киноварно-красная (*Cystoderma cinnabarina*); 4 — зонтик золотистый (*Phaeolepiota aurea*); 5 — чешуйчатка золотистая, или ивняк (*Pholiotia aurivella*); 6 — ложноопенок серно-желтый (*Hypholoma fasciculare*).

Плодовые тела гименохетовых грибов относятся ко всем известным морфологическим типам: они могут быть распростертыми, распростерто-отогнутыми, сидячими, дифференцированными на шляпку и ножку. Распростертые плодовые тела в ряде случаев истинно резупинатные, т. е. образуют отгиб при любом положении субстрата. У других видов наблюдается морфологическая лабильность и в зависимости от положения субстрата плодовые тела формируются как распростертые подушковидные или имеют отогнутую шляпку. Ризоморфы по краю резупинатного плодового тела развиваются только у одного гриба (из рода *Inonotopsis*). Распростерто отогнутые и сидячие плодовые тела весьма разнообразны по форме: они могут быть толстыми, копытообразными или тонкими раковиннообразными, языковидными или веерообразными; прикрепляются к субстрату широким или узким ножковидным основанием. В семействе имеются виды, плодовые тела которых четко дифференцированы на шляпку и ножку (из родов *Onnia*, *Coltricia*). По консистенции плодовых тел также представлены все варианты от мякопробковой, легкой, до тяжелой, деревянистой. Ткань и поверхность плодовых тел, как правило, не отличаются по цвету. Представители семейства окрашены в различные оттенки бурого цвета — от желто-бурых и красноватых до темно-бурых, умбровых. Под влиянием щелочей (5—10%-ный раствор KOH) ткань гименохетовых грибов приобретает темно-бурый или черный цвет (так называемая ксантохромидная реакция).

В составе семейства имеются роды с гладким (*Hymenochaete*), бугорчатым (*Hydnochaete*), шиловидным (*Asterodon*), лабиринтовидным (*Phellinus pini*) или концентрически-пластинчатым (*Cyclomyces*) гименофором. Представители остальных родов имеют трубчатый гименофор. В большинстве случаев плодовые тела гименохетовых грибов однолетние. К двух-трехлетнему существованию способны только некоторые виды рода *Hymenochaete*, мягкие зимы иногда переживает *Coltricia perennis*. Настоящие многолетние плодовые тела имеются только у грибов рода *Phellinus*. У этих грибов образуется слоистый гименофор. Иногда годовичные слои трубочек отделяются друг от друга прослойками стерильной ткани, в других случаях слои могут быть неясными и с годами становятся неразличимыми.

Тип гифальной системы у представителей большинства родов мономитический. Виды рода *Phellinus* имеют димитическую со скелетными гифами и или псевдодимитическую гифальную систему. В последнем случае базидиома состоит из генеративных тонкостенных и толстостенных с регулярными перегородками псевдоскелетных гиф. В плодовых телах гименохетовых грибов кроме генеративных и скелетных гиф встречаются траматические щетинки и щетинковидные гифы. Эти структурные элементы выполняют функцию скелет-



Рис. 179. Сосновая губка (*Phellinus pini*).

ных гиф. Своеобразное строение имеют плодовые тела гриба *астеродон ржавчинный* (*Asterodon ferruginosus*). В подстилке резупинатных плодовых тел этого вида имеются генеративные и толстостенные скелетные гифы, заканчивающиеся крупными звездчатыми щетинками.

Из стерильных элементов гимения для гименохетовых грибов характерны щетинки. Это бурые толстостенные выросты скелетных или генеративных гиф, развивающиеся в гимении и выступающие между базидиями. Функция этих элементов, неизвестных в других семействах афиллофоровых грибов, до конца не выяснена. Они могут играть определенную роль в защите развивающегося гимения, а также служить в качестве распорок между базидиями. Для диагностики имеют значение форма (шиловидная, коническая, когтевидно согнутая) и размеры щетинок. Они имеются у видов рода *Hymenochaete*, *Onnia*, *Cyclomyces*, *Inonotus*, многих видов рода *Phellinus*, отсутствуют в родах *Coltricia*, *Phylloporia*, *Inonotopsis*.

Из всех экологических факторов, определяющих распространение гименохетовых грибов, основным, несомненно, является субстрат, поскольку большая часть их развивается на древесине. По приуроченности к субстрату, с некоторой долей условности, можно выделить следующие экологические группы.

1. Виды, растущие на живых стволах древесно-кустарниковых пород, вызывающие стволовые и корневые гнили хозяев: *филлопория виноградна* (*Phylloporia ampelina*), *губка смородиновая* (*Ph. ribis*); *онния треугольная* (*Onnia triquetra*); *трутовик щетинистоволосый* (*Inonotus hispidus*), *трутовик скошенный* (*I. obliquus*); ложные трутовики (группа видов, близких к *Phellinus igniarius*), *губка сосновая* (*Ph. pini*, рис. 179), *губка еловая* (*Ph. chysoloma*) и др.

2. Виды, растущие на отмирающих и сухостойных стволах, отмерших ветвях живых деревьев, корнях или отмершей древесине в почве. В неко-

торых случаях они способны развиваться на живых деревьях, но предпочитают отмершую древесину. В эту группу входят *онния войлочная* (*Onnia tomentosa*); *инонотус кожистый* (*Inonotus cuticularis*); *феллинус буровато-желтый* (*Phellinus gilvus*) и др.

3. Сапротрофы на древесине: *кольтриция коричневая* (*Coltricia cinnamomea*); *инонотус лучевой* (*Inonotus radiatus*), *трутовик лисий* (*I. rhodes*); *феллинус сливающийся* (*Phellinus contiguus*), *феллинус ржаво-бурый* (*Ph. ferrugineofuscus*), *феллинус сглаженный* (*Ph. laevigatus*), *феллинус черноограниченный* (*Ph. nigrolimitatus*), *феллинус точечный* (*Ph. punctatus*) и др.

4. Виды, растущие на почве, изредка на сильно разрушенной древесине: *сухлянка двулетняя* (*Coltricia peregnis*).

Некоторые виды, паразитирующие на живых

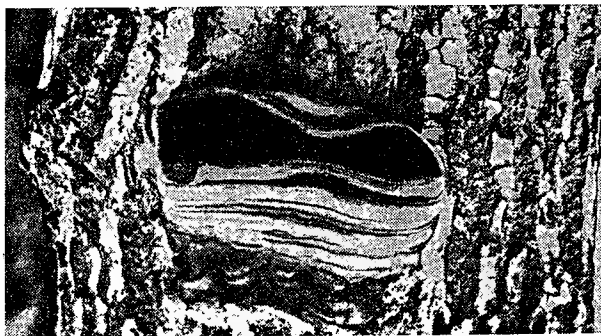


Рис. 180. Трутовик осиновый ложный (*Phellinus tremulae*).



Рис. 181. Трутовик ложный (*Phellinus igniarius*).

деревьях, очень быстро прекращают развитие после гибели хозяина, как, например, *ложный осиновый трутовик* (*Phellinus tremulae*); другие, напротив, способны расти довольно долго. Ряд видов, особенно патогенов живых деревьев, имеют сравнительно узкую специализацию на немногих древесных породах. Это в первую очередь относится к видам рода *Phellinus*. Группа ложных трутовиков (*Ph. igniarius* — комплекс) представляет собой наиболее яркий пример такой специализации. От исходного вида *Ph. igniarius* были выделены близкие морфологически, но отличающиеся специализацией виды — *Ph. nigricans*, *Ph. populicola* и др. Трудно различимы по внешним признакам, но также отличаются специализацией *Ph. robustus* (на дубе, каштане) и *Ph. hartigii* (на пихте). Сапротрофные виды гименохетовых грибов, в том числе и из рода *Phellinus*, имеют значительно более широкий круг пород-хозяев.

На родовом уровне гименохетовые грибы могут рассматриваться как коспомолиты, так как встречаются на всех континентах. Отдельные роды и виды имеют преимущественное распространение в умеренной или тропической зоне. Например, род *Coltricia* более связан с тропиками, род *Onnia* — с умеренной зоной. Виды рода *Phellinus* имеют чаще пантропическое или циркумбореальное распространение, хотя общих видов для обеих зон практически нет.

Все представители семейства гименохетовых вызывают белую гниль, т. е. относятся к числу лигнинразрушителей. Виды рода *Phellinus* выделяют особенно много пероксидазы. В ряде случаев древесина в конечной стадии гниения расслаивается параллельно годичным кольцам (*Ph. laevigatus*, *Ph. punctatus*). Некоторые виды разлагают первоначально лигнин и гемицеллюлозы и только на поздних стадиях развития — целлюлозу. В результате пораженная древесина приобретает вид сети с ячейками, заполненными белыми хлопьями неразложившейся целлюлозы. Такая гниль называется пестрой или ямчатой. Этот тип гниения характерен для *губок сосновой* (*Ph. pini*, рис. 179) и *еловой* (*Ph. chrysoloma*).

Хозяйственное значение гименохетовых грибов определяется прежде всего их патогенными свойствами по отношению к древесно-кустарниковым породам. Среди них имеются виды, наносящие насаждениям значительный ущерб. Осины начиная с тридцати-сорокалетнего возраста повсеместно поражаются ложным *осиновым трутовиком* (*Phellinus tremulae*, рис. 180). На березах широко распространены *трутовик скошенный* (*Inonotus obliquus*) и *ложный трутовик* (*Phellinus igniarius*, рис. 181). На Черноморском побережье Кавказа и Крыма, в Средней Азии деревья платана, шелковицы и некоторых других пород поражаются *трутовиком щетинистоволосым* (*Inonotus hispidus*). В тугайных лесах Средней Азии большое хозяй-

ственное значение имеют *трутовик ложнощетинистый* (*Inonotus pseudohispidus*) и *инонотус тамарисковый* (*I. tamaricis*) на тамариске. В сибирской тайге на больших пространствах распространены *трутовики Гартига* (*Phellinus hartigii*) и *Вейра* (*Inonotus weirii*). Меры борьбы с поражением гименохетовыми грибами носят в основном профилактический характер. Правильная эксплуатация, соблюдение культуры лесоразведения создают предпосылки для сохранения здоровых насаждений.

Грибы рода *феллинус* (*Phellinus*) поселяются на древесине и часто являются патогенами для живых деревьев. Ложные трутовики обитают на живых деревьях, сухостое и пнях лиственных пород, особенно часто на березе. Плодовые тела многолетние, могут быть обнаружены в течение всего года в лесах и разных типах искусственных насаждений. Вызывают белую, активно развивающуюся гниль, пронизанную черными линиями.

Феллинус ржаво-бурый (*Phellinus ferrugineofuscus*) встречается на валежных стволах и ветвях хвойных пород, особенно пихты и ели. Встречается гриб по всей территории СССР, в европейской части — редко, а в горных районах Сибири довольно обычен. Вызывает желтоватую гниль с расслоением древесины по годичным слоям.

Трутовик Гартига растет на хвойных породах, особенно на пихте, реже — на ели, сосне и тиссе. Распространен этот трутовик восточнее Урала, до Сахалина включительно, довольно обычен на Кавказе. В европейской части СССР очень редок: найден только в Карпатах и в Ленинградской области (одна находка). Очень близок к развивающемуся на дубе (*Ph. robustus*), отличаясь от него главным образом субстратом и наличием прослоек стерильной ткани между слоями трубочек. Трутовик Гартига вызывает коррозионную бледно-желтую гниль, ограниченную узкими черными линиями от здоровой древесины. Этот гриб — опасный патоген пихты.

Феллинус черноограниченный (*Ph. nigrolimitatus*) обитает на толстых валежных стволах и пнях хвойных пород, иногда на обработанной древесине. Изредка встречается в европейской части СССР и на Кавказе, чаще — в горных районах Сибири. Этот гриб вызывает пеструю гниль коррозионного типа, с пленками рыжеватой грибницы между годичными слоями пораженной древесины (рис. 182).

Грибы рода *инонотус* (*Inonotus*) поселяются на живых стволах и валежнике, преимущественно крупном, лиственных и хвойных пород.

Трутовик щетинистоволосый (*Inonotus hispidus*) обитает на живых стволах многих деревьев, особенно грецкого ореха, платана, шелковицы, дуба, ясеня, вяза и других, начиная с середины лета. Встречается этот трутовик в южных районах (от Курской и Воронежской областей), особенно в Крыму, на Кавказе, в республиках Средней Азии,

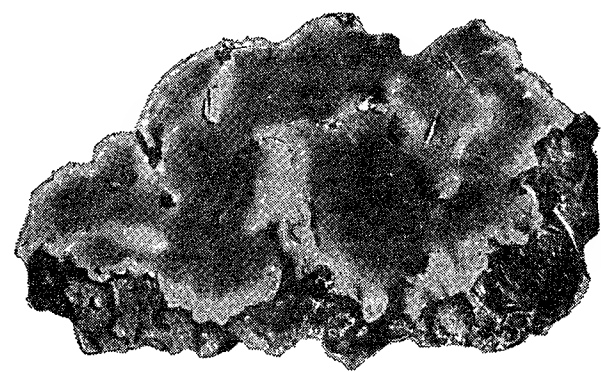


Рис. 182. Феллинус черноограниченный (*Phellinus nigrolimitatus*).

в Казахстане, кроме того, он найден в южных районах Западной Европы и Северной Америки, а также в Северной Африке. Вызывает белую гниль, отделяющуюся черными линиями от непораженных участков древесины. Плодовые тела возобновляются ежегодно. Особенно часто встречается в садах и парках, причиняя существенный вред. В Средней Азии пигменты плодовых тел используются как красители в ручном ткачестве.

Трутовик лучевой (*I. radiatus*) обычно поселяется на пнях, сухостое и валежнике ольхи, березы, ивы и других лиственных пород. Трутовик лучевой — широко распространенный вид. Он вызывает белую смешанную (центральную и периферическую) гниль. Загнившая древесина становится волокнистой, пронизанной буроватыми пленками и прожилками мицелия по годичным слоям.

Инонотус Вейра (*I. weirii*) растет на валежных стволах и пнях хвойных пород, особенно пихты, ели и лиственницы. Распространен в хвойных лесах северного полушария, в Европе редок. Зарегистрирован в Эстонии, известен с Урала. В Средней Сибири широко распространен на лиственнице, но встречается преимущественно в виде скрытой гнили. В горных лесах Алтая часто образует крупные, простирающиеся по длине ствола распростертые плодовые тела. Может поражать живые деревья. На Дальнем Востоке отмечен в Хабаровском крае. Вызывает активно развивающуюся белую волокнистую гниль.

СЕМЕЙСТВО АЛБАТРЕЛЛОВЫЕ (ALBATRELLACEAE)

Грибы этого семейства растут на почве или поселяются на корнях и пнях деревьев. Плодовые тела однолетние, у напочвенных видов — одиночные с центральной или эксцентрической ножкой, иногда срастающиеся краями шляпок; виды, растущие на древесине, имеют крупные многоядерные базидиомы. Гименофор трубчатый, однослойный. Пores мелкие или средние, правильные.

Ткань суховатая, от мясистой до жесткомясистой и волокнистой, белая или светлоокрашенная, у свежесобранных плодовых тел на изломе часто меняет оттенок (становится розоватой, желтоватой, зеленоватой). Гифальная система моноили димитическая, со связывающими гифами. Генеративные гифы часто вздутые у перегородок. Споры бесцветные, различной формы, с гладкими тонкими или толстыми стенками.

Грибы рода *альбатреллус* (*Albatrellus*) обитают на почве.

Трутовик овечий (*Albatrellus ovinus*) растет в конце лета и осенью на почве в хвойных лесах, чаще на полянах, опушках, просеках, вырубках. Этот трутовик широко распространен по всей умеренной зоне СССР, особенно в подзоне северной и средней тайги, но встречается обычно редко. Поверхность шляпки белая, сероватая, серовато-желтоватая, иногда с желтыми пятнами, со слабо заметными чешуйками, у старых плодовых тел растрескивающаяся. Пенек обычно короче диаметра шляпки. На изломе и при высыхании ткань приобретает лимонно-желтый или зеленоватый оттенок. Отдельные плодовые тела иногда сростаются краями шляпок. Так как гриб растет в период, когда «хороших» съедобных грибов уже практически нет, встречается группами и неядовит, то он может быть использован в пищу, хотя из-за жестковатой ткани имеет невысокие вкусовые качества.

Альбатреллус сливающийся (*A. confluens*) очень близок к предыдущему виду. Он также распространен в подзоне северной тайги, встречается в конце лета и осенью на почве в хвойных лесах, иногда вместе с овечьим трутовиком. Этот вид растет обычно группами, часто отдельные плодовые тела сростаются краями шляпок. Он также может быть использован в пищу. Отличается от овечьего трутовика палевым или желтовато-розоватым оттенком ткани на изломе плодового тела.

Виды рода *грифола* (*Grifola*) имеют многократно разветвленные ножки, конечные веточки которых заканчиваются мелкими языковидными боковыми или почти центральными шляпками: *G. frondosa*, *G. umbellata* — *гриб-баран*. Поверхность шляпок радиально-морщинистая, покрытая тонкой кожицей. Ткань белая, жесткая, упругая, с приятным грибным запахом, сохраняющимся при высушивании. Все плодовое тело очень крупное, диаметром 20—50 см, иногда более. Появляются плодовые тела в конце лета у оснований стволов старых деревьев дуба, граба, бука, каштана, клена. Оба вида изредка встречаются в Прибалтике, в широколиственных лесах европейской части Союза, на Кавказе. Плодовые тела съедобны, но виды эти очень редкие и занесены в Красную книгу.

Единственный в нашей стране вид небольшого рода *мерипилус* (*Meripilus*) — гигантский трутовик — имеет особенно крупные плодовые тела, диаметром до 50—80 см и более, массой до 20 кг. Из

клубневидно вздутого основания выходят плоские ветви, заканчивающиеся шляпками. Все плодовое тело жесткое, поэтому несъедобно. Этот гриб встречается на Кавказе, в Крыму, в Карпатах. Плодовые тела появляются осенью у основания лиственных (дуба, бука) и хвойных (ель, сосна) старых деревьев. Гриб вызывает белую гниль.

СЕМЕЙСТВО БОНДАРЦЕВИЕВЫЕ (BONDARZEWIACEAE)

Плодовые тела крупные, веерообразные, соединенные основаниями. Ткань белая или светлая. Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек. Споры бесцветные, с амилоидными возвышениями в виде шипов или валиков. Обитают на корнях живых деревьев. Семейство включает всего один род.

Род *бондарцевия* (*Bondarzewia*) соответствует диагнозу семейства.

Бондарцевия горная (*Bondarzewia montana*) поселяется у основания или на корнях пихты. Встречается очень редко, преимущественно в горных лесах более или менее южных районов, в СССР — в Закарпатье и на Кавказе. Гниль на раннем этапе светло-бурая, затем с многочисленными узкими пустотами, в последней стадии — трухлявая, волокнистая.

СЕМЕЙСТВО БОЛЕТОПСИЕВЫЕ (BOLETOPSISACEAE)

В СССР встречается один монотипичный род *болетопсис* (*Boletopsis*). Плодовое тело гриба очень характерно: однолетнее, всегда одиночное, с центральной или эксцентрической ножкой, которая всегда короче диаметра шляпки. Консистенция ткани жесткомясистая. Гименофор трубчатый, отделяющийся от ткани. Шляпка и ножка покрыты гладкой тонкой сероватой кожицей. Плодовые тела имеют мономитическую гифальную систему. Характерным отличием от внешне сходных грибов рода *альбатреллус* служат дымчатые, угловатые, бородавчатые, неамилоидные споры.

Единственный вид *болетопсис малочешуйчатый* (*Boletopsis subsquamosa*) обитает на перегнойной почве в хвойных, преимущественно сосновых лесах. Плодовые тела появляются во вторую половину вегетационного периода. Циркумпольный вид. Гриб широко распространен, хотя встречается единично.

В составе семейства описан другой род — *лензитопсис* (*Lenzitopsis*) с одним видом *Lenzitopsis oхуседри*. Этот тропический гриб имеет мелкие раковиннообразные буроватые плодовые тела и расчлененно-пластинчатый до лопатчатого и зубчатого гименофора. Оба рода имеют характерные споры, что послужило основой для объединения их в одно семейство. По форме и окраске спор эти грибы близки к телефоровым грибам и в некоторых системах объединяются с ними.

СЕМЕЙСТВО КОРТИЦИЕВЫЕ ГРИБЫ (CORTICIACEAE)

Плодовые тела грибов этого крупного семейства имеют весьма простое макроскопическое строение. Нередко это только тонкая распростертая гладкая пленка на нижней стороне валежного ствола. Толщина плодового тела от 30—40 мкм у самых тонких, в сухом состоянии практически невидимых представителей, до нескольких миллиметров у кожистых видов, которые нередко живут до десяти лет и постепенно утолщаются. Консистенция плодового тела паутинистая, мясистая, кожистая или даже деревянистая. Плодовые тела в свежем виде иногда слизистые или желатинозные, а в сухом состоянии твердо-роговидной консистенции. Одни грибы крепко прикрепленные, другие — легко отделяемые от субстрата; одни с мучнистым краем, другие с радиально-волокнистым или даже снабженные разветвленными грибными шнурами.

В окраске плодовых тел встречаются всевозможные оттенки желтого, охряного, светло-бурого; нередко они белые или беловатые, реже розовые, лиловые, красные, как исключение темно-синие или зеленые.

Гименофор у большинства видов гладкий, у других — бородавчатый или шиповатый, реже складчатый, как исключение встречаются виды с короткотрубчатым (пористым) гименофором.

Макроскопическое строение плодовых тел настолько однородное, что в старых системах различали только несколько родов, которые включали в большое искусственное семейство *телефоровых* (*Thelephoraceae*). В эту группировку соединяли те афиллофоровые грибы, которые имеют гладкие распростертые плодовые тела. С другой стороны, многие кортициевые грибы были по признакам внешнего строения включены в другие, чужие семейства грибов (ежовиковые, трутовые).

Признание важности микроскопических признаков в систематике афиллофоровых грибов привело к полной перестройке таксономии кортициевых грибов. Было обнаружено, что в плодовых телах наблюдаются различные типы гиф; что можно различить десятки своеобразных типов цистид и гифид — клеток, которые вместе с базидиями образуют гимениальный слой. Было обнаружено и несколько типов базидий.

«Нижняя» часть плодового тела, прилегающая к субстрату, называется подстилкой или субкулюмом. (Фактически это не нижняя, а верхняя часть: плодовые тела кортициевых грибов имеют положительный геотропизм, т. е. всегда обращены гимением вниз.) Подстилка состоит из плотного или рыхлого сплетения генеративных гиф, которые у многих видов и родов снабжены пружками. Различия в химическом составе, в оптической плотности, в типе разветвления гиф — важные для систематики признаки. Под подстилкой наблюдаются более плотно сплетенные тонкостенные гифы —

субгимений. На нем образуется палисадный слой базидий, между которыми обыкновенно в большом количестве наблюдаются базидиолы (недоразвитые базидии), гифиды (окончания гиф), а нередко и цистиды самой различной формы (рис. 153). Цистиды могут быть тонко- или толстостенные, по форме — от шиловидных до шаровидных; нередко они инкрустированы кристаллами или смолистым веществом; у некоторых родов цистиды с выростами. Различают глеоцистиды, которые всегда тонкостенные и с мучнистым или мелкокапельчатым содержимым.

У примитивных представителей кортициевых грибов базидии 6—8-споровые. Предполагают, что это показывает на общие с сумчатыми грибами предки афиллофоровых грибов. В большинстве родов базидии 4-споровые, а изредка (у определенных видов) 2-споровые. Количество спор на базидии — весьма характерный для данного вида признак. Тем не менее у большинства исследованных в этом отношении видов среди 4-споровых базидий почти всегда встречаются совсем немногочисленные 2-споровые и исключительно редкие — 1-споровые базидии.

Споры обыкновенные, бесцветные, тонкостенные, гладкие, неамилоидные, от цилиндрических или колбасовидных до шаровидных, диаметром 3—20 мкм. Имеются и исключения: некоторым родам характерны или шиповатые, или толстостенные, или амилоидные споры.

Кортициевые грибы широко распространены в природе. Большинство видов — лигнофилы: они обитают на валежных стволах и ветках, на пнях, в лесной подстилке, на заготовленной и обработанной древесине. Обыкновенно они мало заметны, у большинства видов и гниение древесины под влиянием гриба протекает медленно. Тем не менее благодаря обилию видов и приспособленности к самым различным местообитаниям кортициевые грибы в общей сложности играют огромную роль в круговороте веществ и энергии в лесных фитоценозах. Вызываемая ими гниль может быть как бурой, так и белой, ибо они вызывают разложение и целлюлозы, и лигнина. Большинство видов — разрушители лигнина, но немало видов — целлюлозоразрушителей. Наряду с сапротрофами имеются виды, способные заражать живые деревья, а также несколько паразитов травянистых растений.

Кортициевые грибы распространены по всему миру, больше их, по-видимому, в неморальных и смешанных лесах умеренных поясов обоих полушарий. В Советском Союзе обнаружено около 375 видов.

Наиболее распространенный паразит среди кортициевых грибов — *танатефорус огурцовый* (*Thanatephorus cucumeris*). Плодовые тела этого гриба появляются как нежный белый налет на пораженных стеблях и листьях картофеля, люпина, капусты, некоторых сорняков полей и других

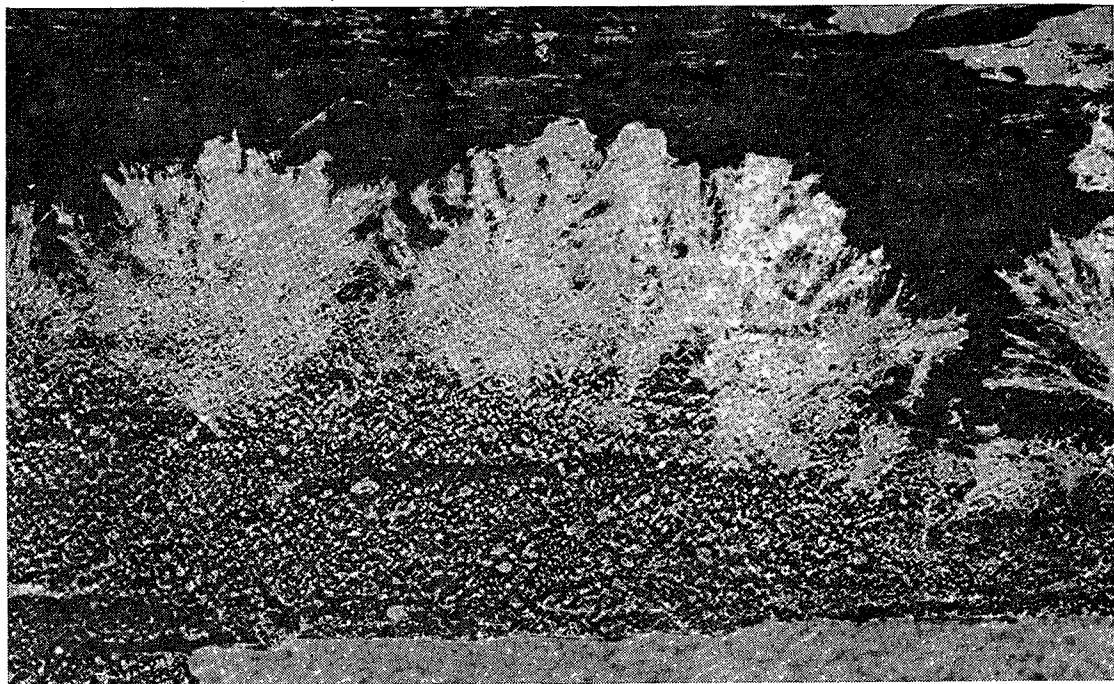


Рис. 183. Трехиспора (Trechispora).

травянистых растений. Налет состоит из немногочисленных рыхлоперепутанных бесцветных гиф подстилки и разбросанных на них 4-споровых базидий. Этот гриб известен в фитопатологической литературе под неправильным названием *Nurochus solani* и является базидиальной стадией развития известного паразита *Rhizoctonia solani*, вызывающего ризоктониоз целого ряда культивируемых растений.

Род *трехиспора* (Trechispora) отличается шиповатыми спорами и большим варьированием строения гименофора (рис. 183). Рядом с видами, имеющими гладкий гименофор, встречаются и другие, с шиповатым гименофором (например, *Trechispora farinacea*), которые еще недавно на основе только этого признака считали представителями совсем другого семейства — ежевиковых грибов.

В таежных лесах и даже в лесотундре у нас нередко встречается на очень гнилой древесине *трехиспора мягкая* (*T. mollusca*) — гриб, который внешне не отличается от распростертых трутовых грибов.

Некоторые кортициевые — микоризообразователи и в то же время настоящие почвенные грибы, которые очень обильно растут в гниющей лесной подстилке. Если их почти никогда не отмечают в исследованиях по почвенной микробиологии, то в этом виновата применяемая стандартная методика, малопригодная для обнаружения гименомицетов. Своеобразие почвенных кортициевых

состоит еще в том, что их плодовые тела образуются на нижней стороне валежных остатков древесины, в ходах кротов и мышей, а иногда даже под маленькими камнями.

Один из таких видов — *пилодерма тонконитчатая* (*Piloderma bussinum*). Многочисленные белые грибные шнурочки этого вида нередко можно найти в подстилке под моховым покровом в лесах, где реакция почвы почти нейтральная. Еще чаще можно в подстилке кислой реакции хвойных лесов (особенно сосновых боров) видеть шафранно-желтые шнурочки близкого вида — *P. scosseum*.

На валежных стволах сосны и ели уже через полгода или год после бурелома возникают широко простирающиеся плодовые тела *флебиопсиса гигантского* (*Phlebiopsis gigantea*). Это восковатые, в сухом состоянии хрящеватые, молочно-белые или сероватые, в краях радиально-волокнистые пленки с неровным гимением, которые при высыхании иногда по краям заворачиваются. Гниющая древесина приобретает желтую или серую окраску, позднее образуются мелкие пустоты. Гриб поражает нередко неокоренные лесоматериалы, иногда встречается как домовый гриб. Поэтому его рассматривают в справочниках и учебниках по лесной фитопатологии как вредный гриб (обыкновенно под названием *Peniophora gigantea*). Но в последние годы обнаружены некоторые весьма полезные свойства *флебиопсиса* гигантского. Наиболее опасным для сосны и ели грибом в наших лесах является *корневая губка* (трутовый

гриб *Heterobasidion annosum*), которая может распространяться образующимися на зараженных пнях конидиями. *Флебиопсис* гигантский — антагонист корневой губки, зараженные *флебиопсисом* пни уже недоступны для корневой губки. Этот антагонизм применяют в защите леса, хотя пока в небольшом масштабе; намазанные суспензией спор *флебиопсиса* пни сосны и ели заражаются *флебиопсисом* и не могут уже больше служить возможным источником распространения корневой губки. Следовательно, *флебиопсис* — гриб, вредный в лесах, где не удаляют вовремя валеж и валежный лесоматериал; там, где лесное хозяйство на должном уровне, гриб полезен как антагонист опасного заболевания леса.

В последние годы популярным объектом экспериментальных исследований по биохимии и физиологии грибов, а в частности в биотехнологии, стал *фанерохете золотистый* (*Phanerochaete chrysosporium*). Гриб этот стал известным в 1966 г. как разрушитель древесины, используемой в целлюлозной промышленности. Многочисленными опытами установлена перспективность этого вида для биодеструкции лигнина в первой стадии переработки сырья при производстве целлюлозы, а также для производства кормовых белков.

На ветках дубов нередко встречается почти невидимый кортициевый гриб *Vuilleminia comedens*, который нередко вызывает массовое высыхание веток. Кора веток отпадает, и из-под шелушащегося эпидермиса выступает плодовое тело — тонкая желтоватая или сероватая пленка, при влажной погоде слегка слизистая, при сухой погоде едва отличающаяся от древесины. Гриб вызывает белую гниль древесины; интересен он тем, что у его плодовых тел много десятков раз в год чередуются период интенсивного спорообразования и период покоя. При сухой погоде жизнедеятельность гриба ослабляется, а через несколько часов после промокания ветки начинается обильная споруляция. В любое время года можно собирать сухие ветки дуба с плодовыми телами этого гриба. Если их мочить полчаса в теплой воде, дать четверть часа подсохнуть и положить на предметное стекло или черную бумагу, то получим уже через 4–8 ч обильный белый налет спор, пригодных для демонстрации или опытов. Поэтому этот гриб — очень подходящий объект для многих, особенно экспериментально-экологических, исследований, тем более что у него крупные споры (длиной до 20 мкм).

Как мы видим, *Vuilleminia comedens* — настоящий ксерофильный гриб. Такие же свойства характерны и для видов рода *пениофора* (*Peniophora*), которые встречаются на высохших ветках в кроне деревьев и кустарников и которые особенно характерны для растительности средиземноморского типа. Ксероморфное строение позволяет некоторым видам обитать в суровых условиях северной тайги и лесотундры. Плодовые тела мно-

голетные, утолщающиеся ежегодно; в гимении и в подстилке многочисленные инкрустированные толстостенные цистиды, а нередко и крупные глецистиды; гифы так плотно склеены, что при микроскопировании почти неразличимы. В СССР найдено 25 видов. Интересна история изучения *пениофоры сосновой* (*Peniophora pinii*). Еще недавно этот вид считали весьма редким; сейчас известно, что гриб предпочитает образовывать свои плодовые тела на свежесохших ветках сосны на высоте 5–10 м и больше от земли (рис. 184).

Плодовые тела лиловатые, но маленькие (диаметром меньше 1 см), в валежных деревьях они скоро погибают. Возможно, этот очень распространенный вид может вызывать высыхание веток, но изучать распространение и биологию этого вида в природных условиях весьма затруднительно.

К кортициевым грибам относят и кирпично-красный, а затем черно-пурпуровый распростертый трутовый гриб *Meruliopsis taxicola* (табл. 24).

Мерулиопсис тисовый (*Meruliopsis taxicola*) обитает на сухих, не опавших еще валежных ветках и древесине хвойных пород, чаще сосны. Этот вид обнаружен во всех районах СССР, но встречается редко. Вне СССР известен в Западной Европе, Северной Америке и Австралии.

По хозяйственному значению этот гриб — слабый разрушитель древесины, изредка встречающийся в качестве домового гриба.

Некоторые кортициевые участвуют как грибной компонент в составе базидиолишайников. Это — виды рода *диктионема* (*Dictyonema*), най-

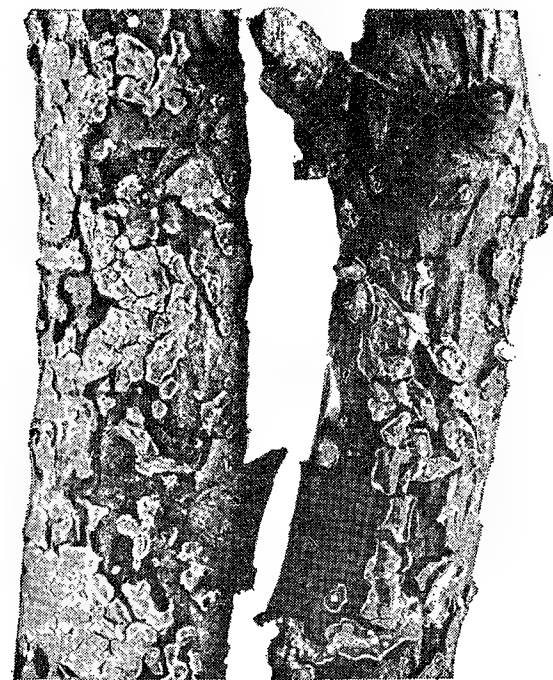


Рис. 184. Пениофора сосновая (Peniophora pinii).

денные в тропиках и субтропиках. В отличие от всех других лишайников один вид из рода диктионема может комбинироваться с несколькими видами водорослей, образуя различные «виды» лишайников.

СЕМЕЙСТВО КОНИОФОРОВЫЕ (CONIOPHORACEAE)

Кониофоровые — небольшая группа грибов с распростертыми темно-коричневыми или бурыми пленчатыми или почти мясистыми плодовыми телами. В родах *кониофора* (*Coniophora*) и *кониофорелла* (*Coniophorella*) гименофор неровный, неправильно бугорчатый или почти гладкий; гименофор видов рода *серпула* (*Serpula*) складчатый, лабиринтовидно-сетчатый или почти пористый. Тесно расположенные складки образуют иногда короткие трубочки, которые отличаются от трубочек трутовых грибов только покрытыми гимением (фертильными) краями.

Из микроскопических признаков — наиболее своеобразное строение спор: они толстостенные, темно-желтые или буроватые и окрашиваются сильно в препаратах, в которые прибавлен реактив «коттон блу» (хлопчатобумажное синее). Споры прорастают в мицелий, который проникает в древесину и вызывает интенсивное деструктивное гниение. Гриб разрушает целлюлозу, оставляя почти незатронутым лигнин; древесина становится бурой, растрескивается многочисленными трещинами в кубики, которые при надавливании (например, между пальцами) превращаются в мелкий порошок.

Самый распространенный из видов семейства — *кониофора обыкновенная* (*Coniophora puteana*, табл. 21), которая в старой литературе известна под названием *S. cerebella*. В лесах таежной зоны нередко можно летом видеть на пнях и валежных стволах хвойных (реже — лиственных) пород вначале белые, затем желтые, а осенью коричнево-бурые пленчатые плодовые тела; со временем средняя часть их становится неровной и покрывается слоем зрелых базидиоспор. Зараженные пни разрушаются, своевременно не вывезенные лесоматериалы теряют свою годность. Споры образуются до глубокой осени и переносятся ветром на значительные расстояния. Нередко этот гриб встречается в сооружениях и постройках: на старых деревянных столбах, на нижней стороне перекрытий крыш, а иногда и как опасный домовый гриб в подвалах и т. д. Для грибов рода *серпула* характерен складчатый гименофор.

Настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*) — наиболее вредоносен из всех домовых грибов и наиболее распространен на территории СССР. Он встречается от Прибалтики до Камчатки, известен в Западной Европе и в Северной Америке.

Настоящий домовый гриб — один из тех немногих видов грибов, которые встречаются только в постройках; в природных условиях он найден в

Тебердинском заповеднике (Кавказ) на высоте 2000 м над уровнем моря на влажном стволе пихты.

Гриб заражает преимущественно деревянные части нижнего этажа и подвала: полы, стены до высоты около 1 м. Первыми признаками заражения являются затхлый запах в помещениях, невысыхающие, мокрые пятна на стене, а затем и шатающиеся доски пола. При раскрытии пола можно обнаружить ватообразные скопления мицелия гриба, грибные шнурочки и пленки. Вначале они белые, а затем с характерным желтоватым, розоватым, лиловатым и серым оттенком. Часть древесины уже совсем сгнила, часть окрасилась в бурый цвет и стала мягкой.

Гниль распространяется в древесине очень быстро; этому способствует рост грибных шнурков и пленок по поверхности зараженной древесины. Для полного загнивания пола или балки требуется до года, а иногда даже полгода. На нижней поверхности гнилой древесины образуются мясистопленчатые плодовые тела, которые могут достигать значительных размеров, длиной до нескольких метров. В сырых помещениях плодовые тела появляются и в нижней части стен внутри комнаты, у основания косяков и т. д. Наличие таких, видимых внутри самого помещения плодовых тел — признак широкого распространения и сильного повреждения деревянных конструкций.

На плодовых телах образуются в массовом количестве базидиоспоры гриба, которые иногда видны в виде коричневой пыли на полу или в углах помещения. На 1 см² поверхности плодового тела в течение суток может выделиться до 35 млн. спор; наиболее интенсивная споруляция весной и в первой половине лета. Споры гриба могут вызывать аллергию у проживающих в зараженных грибом помещениях, а у больных бронхиальной астмой — обострение болезни.

Споры настоящего домового гриба очень легкие. В 1 м³ воздуха в зараженном помещении насчитывается до 2,5 млн. спор. Они переносятся даже небольшим движением воздуха; в воздухе любого города или поселка почти всегда имеются споры настоящего домового гриба. Споры можно случайно перенести на обуви и одежде людей. Особенно опасны зараженные грибом доски и прочие гнилые остатки древесины, которые при ремонте нередко бросают во двор или даже приносят как топливо в незараженные дома.

Для прорастания и дальнейшего заражения древесины споры требуют определенных условий. Это прежде всего большая влажность древесины и окружающего воздуха. Наиболее интенсивное гниение наблюдается при влажности воздуха 90—95% и температуре 18—23 °C. Такие условия могут возникнуть при неправильном строительстве здания, когда недостаточно хорошо проложена изоляция деревянных конструкций от фундамента. Часто наблюдают накопление конденса-

ционной влаги, например около водопроводных труб; попадание дождевой или талой воды в подвалы, под стены. Многие простые деревянные постройки в Сибири и на севере Дальнего Востока построены с цоколем, который служит для теплоизоляции нижней части постройки. Если в наполнитель цоколя будет попадать вода (дождевая), то заражение домовыми грибами почти неизбежно.

Вторая группа причин заражения — небрежность в эксплуатации домов. Несвоевременный ремонт крыши, неисправная вентиляция в сырых помещениях, протечка водопровода и прочие недостатки в уходе приведут к постоянному накоплению сырости и при этом создаются условия, благоприятствующие развитию домовых грибов. При заражении построек домовым грибом необходим срочный ремонт. Опоздание с ремонтом даже только на месяц или два может увеличить потери в несколько раз.

При ремонте следует полностью удалять деревянные конструкции, зараженные грибом. Начальная стадия развития гнили незаметна для невооруженного глаза, поэтому приходится удалять и видимо здоровые доски, граничащие с явно гнилой: вдоль волокон древесины до 0,5 м, а поперек волокон не менее 20 см. Тщательно надо убрать и верхний слой под зараженным полом: гриб может еще долго сохраняться и развиваться в виде мицелия в сырой почве или даже в песке, если там имеется примесь опилок или гумуса.

Зараженные конструкции следует заменить новыми из сухого антисептированного дерева или из негниющего материала. Новый пол нельзя сразу покрывать плотным покрытием (линолеум, резина и другие синтетические материалы), которое препятствует сушке пола. Но главное при ремонте — обнаружить и ликвидировать причины, которые благоприятствовали развитию домового гриба, создав нужные для его развития условия (сырость, накопление влаги).

СЕМЕЙСТВО СТЕРЕОВЫЕ (STEREACEAE)

Плодовые тела грибов небольшого семейства распростерто-отогнутые, веерообразные, реже — совсем распростертые, тонкие, всегда кожистой консистенции и с гладким гименофором. Поверхность шляпки почти всегда короткоопушенная, различных оттенков серого, желтого, коричневого (табл. 21 и рис. 185).

Все грибы, встречающиеся на территории Советского Союза, с более или менее выраженными ксеробионтными свойствами. Они обитают на мертвой древесине — на пнях, валежных стволах и сучьях, на дровах — по всей лесной зоне; в небольшом количестве — в лесостепи. И даже в парковых насаждениях или в зарослях кустарников в зоне полупустынь. Они выносливы к высуханию и не боятся расти даже на очень сухих солнечных местах.

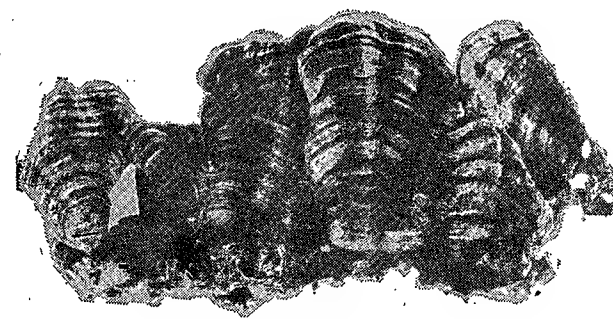


Рис. 185. *Стереум* (*Stereum insignitum*).

В нашей стране найдено 19 видов семейства стереовых. Из них некоторые имеют значение в лесном хозяйстве.

Плодовые тела *стереума краснеющего* (*Stereum sanguinolentum*) встречаются нередко в таежных лесах на валежных стволах сосны и ели. Они буровато-серые, кожистые, почти распростертые, только кое-где с небольшими отогнутыми шляпками. Но во влажную погоду при легком прикосновении сероватая поверхность гимения становится в местах дотрагивания кровяно-красной. Такая картина только у трех видов рода *стереум*: тонкая оболочка верхушки цистидиол растрескивается при прикосновении и их желтое содержимое выделяется на поверхность гимения.

Гриб является сапробионтом, но тем не менее вредным. При подсечке старых елей и сосен обнажается древесина, которая может заражаться некоторыми видами лесных грибов. Среди них на первом месте стоит *стереум краснеющий*. Гриб вызывает медленное, но все же заметное гниение древесины. Гнилая древесина приобретает вначале буроватый или красноватый оттенок, а затем белеет. Через несколько лет гниль распространяется на глубину до 5 см.

Следует отметить еще *стереум жестковолосый* (*S. hirsutum*, табл. 21). Плодовые тела этого гриба появляются в большом количестве на заготовленных из лиственных пород дровах, которые остались в лесу или на складе. Это многочисленные, нередко черепитчато расположенные, тонкие, полукруглые шляпки, сверху волосистые, зональные, серые, а снизу охряно-желтые, иногда с серым налетом. Древесина вначале желтеет, потом белеет; гниение идет довольно быстро, особенно при повышенной влажности воздуха.

СЕМЕЙСТВО ЦИФЕЛЛОВЫЕ (CYTHERELLACEAE)

Это небольшая группа малозаметных грибов очень своеобразного строения. Плодовые тела их очень маленькие, высотой меньше нескольких миллиметров и еще меньше диаметром, бокальчатые, чашевидные, бочковидные или почти цилиндрические; прикрепляются суженным основанием

или короткой ножкой. Поверхность плодовых тел пушистая или почти гладкая, от белой до бурой. Устье плодового тела нередко с волосками. Внутренняя полость плодового тела гладкая (редко — складчатая), покрыта гимением.

Плодовые тела цифелловых грибов растут иногда одиночно, но чаще небольшими или большими группами сближенно; между ними растет рыхлый паутинистый мицелий, но не всегда. Плодовые тела можно найти на остатках древесины, на валежных сучках, мертвых стеблях травянистых растений, на отмерших черешках папоротников. Большинство видов встречаются редко или очень редко.

На территории Советского Союза пока обнаружено два десятка видов, но следует учесть, что эта группа грибов осталась у нас почти не изученной.

Еще сравнительно недавно считали, что эта группа грибов довольно хорошо выделяется среди других грибов самостоятельным семейством. Последние исследования показали, что это типичная группа искусственной системы. По-видимому, различные грибы могут в ходе эволюции образовывать виды с упрощенными бочковидными мелкими плодовыми телами, которые способны заселять мелкие остатки растений. Считают, что многие цифелловые грибы — это упрощенные до предела и потерявшие способность образовывать пластинки агарикальные шляпочные грибы (Agaricales). Известный нидерландский миколог М. А. Д о н к сравнил семейство Cyphellaceae с такой «систематической» группой животных, где вместе представлены кенгуру и все остальные прыгающие млекопитающие.

Большинство цифелловых грибов — мезофиты, обитатели более или менее влажных лесов. Но имеется один вид, который встречается как в лесотундре и тайге, так и в полупустынных насаждениях на мелких отмерших или валежных веточках лиственных пород. Это самый обычный представитель группы — *цифеллопсис аномальный* (Cyphellopsis anomala). Плодовые тела его чашевидные, с вогнутыми внутрь краями высотой 0,2—1 мм и диаметром до 0,4 мм, прикреплены короткой ножкой, тесно покрыты бурими волосками, растут густыми группами, образуя пятна длиной до 2—3 см. Вся внутренность плодового тела покрыта плотным слоем базидий, носящих по 4 цилиндрические или почти сосисковидные споры длиной 7—10 мкм. Они кожистые, способны полностью высохнуть и оживать после дождя. В условиях северных районов плодовые тела погибают зимой, а в южных областях могут жить несколько лет. Гриб широко распространен на всех континентах мира.

Второй, при этом очень красивый гриб встречается у нас во влажных лесах на основании отмерших корешков страусопера германского. Плодовые тела растут небольшими группами или даже по 2—5; они цилиндрические, длиной до 2,5 мм,

оранжево-коричневые, у основания почти бурые, около вершины белые, гладкие, с короной желтоватых волосков вокруг устья. Это — *вольдемария шафранно-желтая* (Woldemaria stosea). Гриб найден в СССР, в Швеции и в Северной Америке и является везде редким.

СЕМЕЙСТВО ШИЗОФИЛЛОВЫЕ (SCHIZOPHYLLACEAE)

Плодовые тела у некоторых шизофилловых грибов чашевидные, как у цифелловых. У других в ходе эволюции образовались сложные плодовые тела, которые представляют собой группу сближенных плодовых тел на общей подстилке. В роде *строматосцифа* (Stromatoscypha) в результате этого образуется трубчатый гименофор, который напоминает настоящий гименофор распростертых трутовых грибов. Отличие его в том, что перегородки трубочек у этих грибов — не что иное, как сросшиеся края маленьких чашевидных плодовых тел. В роде *щелелистник* (Schizophyllum) плодовые тела (шляпки) округлые, почковидные, прикрепляются спинной стороной или боком; гименофор состоит из радиально расположенных складок. Эти складки — сросшиеся края настоящих плодовых тел. Гифальная система плодовых тел мономитическая, гифы с пряжками. Базидии с (2) 4 спорами; споры тонкостенные, гладкие, неамилоидные.

Новейшие исследования онтогенеза щелелистника позволили выдвинуть гипотезу о близком родстве его с кортициевыми грибами.

Щелелистник обыкновенный (Schizophyllum commune) из-за некоторого внешнего сходства с агариковыми грибами еще недавно считали настоящим представителем этой группы. Шляпки этого вида диаметром до 5 см, нередко с лопастными краями, тонкие, кожистые, сверху светло-серые, войлочные. Пластинки вееровидно расположенные, пурпурно-серые. При сухой погоде края пластинок раздваиваются и заворачиваются так, что края соседних пластинок прикасаются и покрывают гимений. При влажной погоде края выпрямляются и гимений стоит открытым. Такой сложный механизм — показатель своеобразного происхождения «ложных пластинок». Не менее интересен тот факт, что такая защита гимения во время засухи позволяет щелелистнику расти в условиях очень сухого климата, даже в полупустыне. Гриб растет во всех частях света, у нас распространен на валежных стволах, пнях и отмерших ветках лиственных, изредка хвойных пород во всех районах флоры, кроме арктического. Среди густого леса встречается, только редко. Вызываемая грибом гниль развивается медленно; иногда гриб встречается и на живых деревьях около ранений ствола.

Несмотря на кожистую консистенцию, в Индонезии, на острове Мадагаскар и во многих странах

Африки щелелистник считают съедобным грибом. Его используют в супах, а также для жевания.

СЕМЕЙСТВО ДИХОСТЕРЕВЫЕ (DICHOSTEREACEAE)

Это семейство небольшое, но с очень своеобразным микроскопическим строением. Плодовые тела однолетние или многолетние, распростертые, более или менее кожистые. Гифы плодового тела дифференцированные в два типа: кроме тонкостенных гиф, образующих в гимении базидии, наблюдаются еще скелетные. Это декстриноидные (окрашивающиеся под действием иода в коричневый) толстостенные гифы, не имеющие перегородок, которые разветвляются очень своеобразно — дихотомически или роговидно, а иногда образуют звездчатые астероцетинки. Споры амилоидные или неамилоидные.

В СССР найдено 15 видов. Во всей лесной зоне Советского Союза, но особенно часто в северной тайге и в лесотундре, встречается *варария одевающая* (Vararia investiens). На нижней стороне валежных веток и стволов хвойных пород, а иногда и прямо на земле в перегное, на опавшей хвое и других остатках древесных пород образуются плодовые тела, толщиной 0,3—1 мм, имеющие своеобразную бледно-яично-желтую окраску. Иногда такие плодовые тела простираются широко и имеют длину до 2 м. По-видимому, этот гриб является в условиях Крайнего Севера важным разрушителем лесного опада и играет там немаловажную роль в круговороте веществ в природе.

На Дальнем Востоке, а также на Урале найден редчайший во всем мире вид — *астерострома средняя* (Asterostroma medium). Большинство из его тонких (диаметром до 0,5 мм) бледно-коричневых плодовых тел состоит из лучистых астероцетинков.

СЕМЕЙСТВО РОГАТИКОВЫЕ (CLAVARIACEAE)

Для грибов этого семейства характерны следующие признаки: плодовые тела булабовидные или почти цилиндрические, вертикально вверх растущие или разветвленные с простыми или повторно разветвляющимися ветвями, иногда даже коралловидные. Вся поверхность плодового тела, кроме ножки и обращенных вверх участков поверхности ветвей, покрыта гимениальным слоем. Высота плодовых тел — от нескольких миллиметров до двух десятков сантиметров; консистенция мясистая, кожистая, реже слегка хрящеватая или почти деревянистая. Окраска специфична для каждого вида; многие виды желтые различных оттенков или почти белые, но встречаются оранжевые, лиловые, красные, темно-бурые и др.

Гифальная система плодовых тел мономитическая, реже димитическая (генеративные и реже скелетные гифы). Гифы иногда вздутые, с простыми перегородками или пряжками. Субгимений

обыкновенно хорошо развитый; гимений у грибов многих видов утолщающийся, несмотря на то что плодовые тела всегда однолетние и обыкновенно скоро разлагающиеся. У базидий гимения 4 (реже 2) стеригмы. В гимении находятся также базидиолы, изредка цистиды или глеоцистиды. Споры бесцветные или желтые, тонкостенные, гладкие, шпиговатые, реже с полосатой или спиральной орнаментацией, неамилоидные.

Почти все виды семейства — сапротрофы на лесной подстилке, на очень гнилой древесине, а также (Pistillaria, Typhula) на гниющих стеблях и листьях травянистых растений. Несколько грибов рода Typhula вызывают заболевания культурных растений и семян в лесных питомниках. Представители рода *спарассис* (Sparassis) вызывают гниль корней лесных деревьев.

Среди рогатиковых грибов большинство несъедобны из-за консистенции и неприятного вкуса. Некоторые из них слабо ядовиты. Но существует много съедобных грибов, например *грибная капуста* (Sparassis crispa), представители рода *рамария* (Ramaria). Приятный горьковатый привкус имеют очень крупные мясистые плодовые тела *рамарии желтой* (Ramaria flava, рис. 186).

Биология рогатиковых грибов совсем мало изучена. Предполагают, что некоторые из них — микоризообразователи. Плодовые тела появляются у большинства видов не ежегодно, обычно они живут недолго (несколько недель). Большинство видов редкие или очень редкие. Поэтому даже микологи не всегда находят их во время своих экспедиций. Но бывает, что некоторые грибы рода

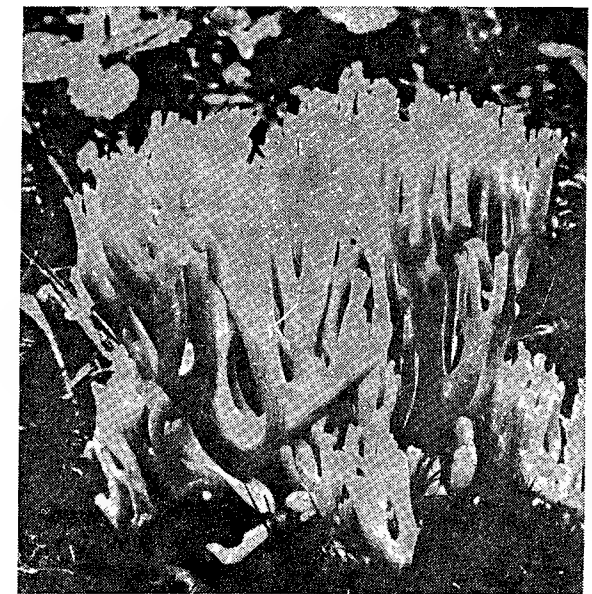


Рис. 186. Рамария желтая (Ramaria flava). Плодовое тело.

рамария развиваются в массовом количестве и привлекают внимание любителей грибов яркой окраской и своеобразными кораллоподобно-разветвленными плодовыми телами.

При гербаризации плодовые тела рогатиковых изменяются до неузнаваемости. Первоначальная яркая окраска меняется при высыхании в буроватый или даже черный цвет, мясистые плодовые тела становятся совсем хрупкими. Это одна из причин, по которой в систематике рогатиковых еще много спорного. Новейшие систематики различают в группе рогатиковых до 4 самостоятельных семейств, но их границы еще неясны. Много идет споров о родстве рогатиковых и лисичковых грибов. Некоторые известные микологи (К о р н е р, К р а й з е л ь и другие) утверждают, что рогатиковые грибы чуть ли не самые примитивные среди гименомицетов: ведь строение их гименофора (отсутствие шипов, трубочек и пр.) не позволяет образованию большого количества спор; строение плодовых тел не защищает базидии и споры от дождя и других неблагоприятных метеорологических факторов (как это наблюдается у трутовых и ежевиковых грибов).

Все приведенные факты соответствуют действительности. Но можно ли сделать из этого вывод, что сложные плодовые тела других афиллофоровых грибов развивались от предков, близких к нынешним рогатиковым? Более вероятной можно считать гипотезу, согласно которой в меловом периоде, в связи с появлением хвойных лесов, возникли два типа древних гименомицетов. В новой адаптивной зоне, на древесных остатках деревьев и кустарников, об-

разовались грибы — предшественники кортициевых и многих других афиллофоровых грибов, которые имели горизонтально растущие плодовые тела. В другой адаптивной зоне, на лесной почве, образовались грибы с вертикально растущими плодовыми телами. Возможно, что эти примитивные рогатиковые грибы были предками современных рогатиковых, лисичковых, ежевиковых, а также агариковых грибов.

Наиболее распространенный из лесных видов рогатиковых грибов — *рамария обыкновенная* (Ramaria eumorpha, табл. 21). Желто-охряные, сильно разветвленные плодовые тела высотой до 5(8) см растут небольшими группами в тенистых местах на мертвом покрове под сосной или елью, иногда они образуют кривые линии или полные «ведьмины круги».

Зато плодовые тела *рамарии желтой* (R. flava) крупные, высотой до 30 см и диаметром до 15 см. Они мясистые, серно-желтые или лимонно-желтые, с очень густо расположенными ветвями (рис. 186).

Любимое место для гриба — сосновые боры, где он растет в августе и сентябре. Двух-трех экземпляров *рамарии желтой* достаточно для вкусного обеда всей семьи.

Кто желает заниматься гербаризацией и определением богатого видами рода *рамария*, тому следует уже на месте очень точно описать окраску основания, ветвей и их концов. Опытный грибник может по этим признакам уже в природе определить вид гриба.

Сложнее узнать многочисленные виды рода *клавария* (Clavaria), хотя и у них встречаются плодовые тела различных окрасок. Для надежного определения нужно микроскопирование гиф и спор.

Плодовые тела грибов рода *клавариадельфус* (Clavariadelphus) цилиндрические, булабовидные или трубковидные, охряно-желтые или рыжеватые (табл. 21).

На гниющих листьях и валежных тонких ветках растет в конце лета *клавариадельфус ситниковый* (C. junceus). Нитевидные бледно-буроватые, высотой до 15 см плодовые тела его растут обычно на расстоянии 1—2 см друг от друга. Это один из тех видов грибов, которые в течение года превращают опавшие листья в гумус.

Клавариадельфус усеченный (C. truncatus, рис. 187) — очень крупный, растущий в одиночку гриб. Плодовые тела его до 15 см высотой и у вершины до 10 см диаметром. До сих пор этот замечательный вид найден в СССР только в Прибалтике и на Дальнем Востоке.

Очень своеобразен род *мультиклавула* (Multiclavula). Его плодовые тела маленькие, только до 3 см высотой и до 2 мм диаметром, булабовидные, простые или немного разветвленные, белые или желтые.

Плодовые тела *мультиклавулы весенней* (M. vernalis) кремовые, высотой до 2 см, растут большими группами на песчаной земле, покрывая иногда

до 4 м² земли. Земля между плодовыми телами покрыта тонкой пленкой сине-зеленых водорослей или протонемами мхов. Гриб растет в симбиозе с ними, пленка водорослей перепутана рыхлорасположенными гифами мультиклавулы. Мы имеем дело со своеобразным лишайником, мало похожим на остальные.

Некоторые виды *тифулы* (Typhula) вызывают заболевания культурных растений. В отличие от других рогатиковых грибов у них образуются мелкие бурые или черные склероции, диаметром 1—5 мм, которые погружены в ткань растения-хозяина (субстрата). После смерти растения на склероциях образуются мелкие булабовидные плодовые тела, высотой 2—7 мм и диаметром 1—2 мм.

Тифула инкарнатная (Typhula incarnata) вызывает один из разновидностей так называемой снежной плесени хлебных и некоторых других злаковых; *тифула клеверная* (T. trifolii) — заболевание клевера и других бобовых.

СЕМЕЙСТВО ЛИСИЧКОВЫЕ (CANTHARELLACEAE)

Лисичковых долго относили к агариковым (пластинчатым) грибам. Действительно, у целого ряда из них плодовые тела шляповидные и трубковидные, со складчатым гименофором. У других же гименофор неровный, желобчатый, или почти гладкий. Многие виды желтые, оранжевые или охряные, а другие — буроватые, сероватые.

От настоящих агариковых грибов лисичковые отличаются двумя признаками. Первый из них хорошо заметен невооруженным глазом: вместо тонких пластинок гименофор состоит из вильчатых складок, край которых тупой или даже округленный.

Второй признак цитологический и уловим только сложным препарированием и окрашиванием препарата, но имеет большое значение для понимания эволюции гименомицетов. Как известно, в базидии происходит слияние ядер дикариона, затем следуют два деления, в результате чего образуются четыре ядра, которые идут через стеригмы в образующиеся споры. Деление ядер может произойти на плоскости, перпендикулярной к мысленной оси базидии, но у немногочисленных гименомицетов веретена деления копуляционного ядра находятся продольно. Такой тип базидии называют стихальным, и он характерен именно для семейства лисичковых. Раньше в этом явлении видели доказательство происхождения «стихобазидиальных» гименомицетов от сумчатых грибов: ведь такое же деление ядер происходит в сумке аскомицетов. В настоящее время большинство микологов не придают этому признаку такого большого значения. Но в то же время это — явное доказательство в пользу отличия лисичковых от всех агариковых, у которых стихобазидий нет.

В семействе только 4 рода и около 100 видов, которые можно найти во всех частях света. В Со-



Рис. 188. Лисичка желтая (Cantharellus cibarius).

ветском Союзе известно 3 рода и около 10 видов.

Всем известна *лисичка желтая* (Cantharellus cibarius, рис. 188). Плодовые тела ее можно встретить в хвойных и смешанных лесах от запада до востока СССР, от Карелии до Кавказа (на юге). Плодовые тела яично-желтые, диаметром до 10 см и высотой до 12 см.

Плодовые тела этого вида растут очень медленно, особенно при сухой погоде. Гриб поселяется в местах с малоразвитым травянистым покровом, быть может, поэтому его можно найти почти только под деревьями или около них. В опытах с искусственным заражением (в лабораторных условиях) установлено, что лисичка образует с сосной микоризу; в природе, по-видимому, может расти и в связи с другими древесными породами.

Лисичка — один из наиболее известных съедобных грибов, которые используют в свежем и консервированном виде (но не в сушеном или соленом). Кроме приятного вкуса, гриб важен большим содержанием некоторых витаминов — В₁ (не меньше, чем в дрожжах!), РР. Содержание микроэлементов (цинка, меди) не меньше, чем у агариковых грибов.

Как с культурным шампиньоном, так и с лисичкой проведены успешные опыты по выращиванию мицелия методом глубинного культивирования. Таким путем можно получить ценный пищевой продукт с высокой биологической продуктивностью. Препятствием промышленного производства для нужд человека является только отсутствие специфического вкуса и аромата у «искусственных грибов».

Менее известным для грибника является пред-

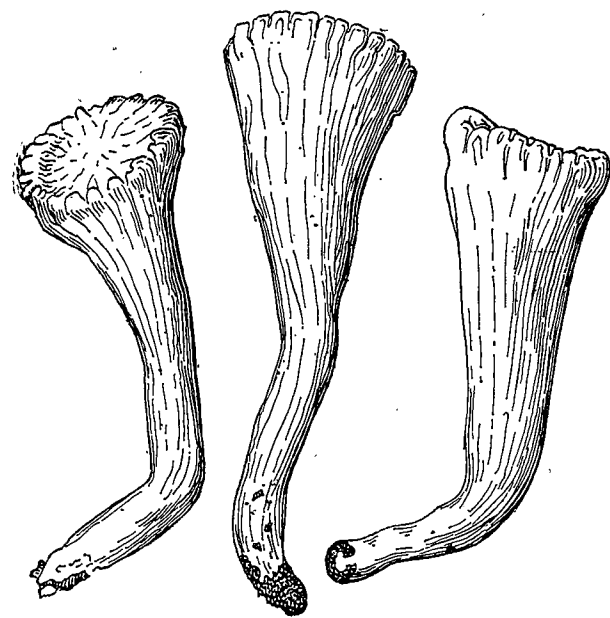


Рис. 187. Клавариадельфус усеченный (Clavariadelphus truncatus).

Плодовые тела,

ставитель другого рода — *лисичка серая* (*Cratellus cornuconoides*). Плодовые тела ее высотой 5—12 см и диаметром 3—8 см воронковидные или трубковидные; с отвернутым, иногда лопастным наружным краем, полые, с очень тонкой пленчатой мякотью, внутри черно-коричневые или почти черные, снаружи покрыты сероватым низкоскладчатым или слегка морщинистым гимением. Растет гриб обыкновенно большими группами летом и осенью в лесах от Прибалтики до Дальнего Востока, а на юге — до Закавказья. Это хороший съедобный гриб, он пригоден как в свежем, так и в сушеном состоянии.

Внешний облик гриба не особенно привлекателен, а после варки он становится совсем черным. Интересны названия этого вида у разных национальностей: немцы зовут его Totentrompete (труба смерти), а англичане — Horn of Plenty (рог изобилия).

СЕМЕЙСТВО ЕЖОВИКОВЫЕ (HYDNACEAE)

Еще недавно, когда ведущим при систематике гименомицетов считали форму плодовых тел и гименофора, в это семейство включали все грибы, имеющие шиповатый или бородавчатый гименофор. К настоящему времени стало ясно, что этот признак — прекрасный пример конвергенции, который наблюдают у очень многих афиллофоровых грибов, имеющих самое различное происхождение.

В результате углубленных микроскопических исследований к семейству ежевиковых отнесено только несколько видов. Самый распространенный из них — *гиднум выемчатый* (*Hydnum repandum*). Его плодовые тела имеют пенек и центральную или эксцентрическую ножку. Шляпка диаметром 3—12 см выпуклая, от белой до светло-охряной, на нижней стороне густо расположенные шипы. Для этого вида, как и для всего семейства, характерны гладкие бесцветные споры, которые не окрашиваются под влиянием иода (неамилоидные).

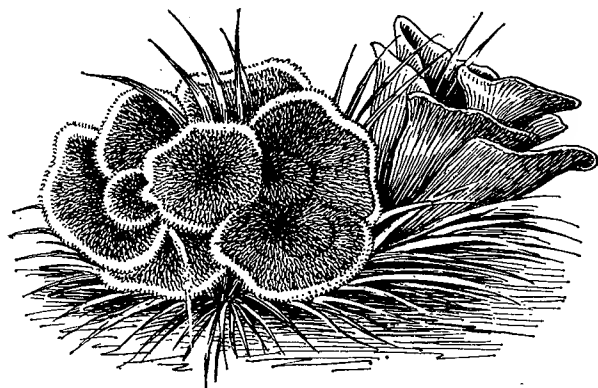


Рис. 189. Телефора наземная (*Thelephora terrestris*).

Плодовые тела растут с лета до осени под деревьями в хвойных и лиственных лесах всего северного полушария. Гриб малоизвестный, но когда шляпки еще молодые, он вкусен и съедобен.

СЕМЕЙСТВО ГЕРИЦИЕВЫЕ (HERICIACEAE)

Небольшое семейство герициевых близко к ежевиковым. Эти грибы отличаются амилоидными спорами и наличием своеобразных гиф, имеющих маслянистое содержимое (г л е о ц и с т и д н ы е г и ф ы). Плодовые тела или в виде прикрепленной боком шляпки, или кустисто-коралловидно-разветвленные, с гименофором в виде висячих шипов.

Во всей лесной зоне у нас летом и осенью растет на валежнике и пнях лиственных пород, особенно березы, *гериций коралловый* (*Hericium coralloides*). Его плодовые тела коралловидно-разветвленные, шириной до 40 см, белые или желтоватые, с густо расположенными очень хрупкими шипами, длиной до 1,5 см.

Внешне очень близкий к предыдущему виду *гериций альпийский* (*H. alpestre*), занесенный в Красную книгу СССР, растет на валежнике пихты. Гриб найден у нас в Закарпатье, на Кавказе и в Приморском крае. Эти 2 вида — классический, но и печальный пример нестабильности в современной номенклатуре грибов. Сложные, в то же время слишком часто изменяемые правила Международного кодекса ботанической номенклатуры требовали повторного переименования указанных выше видов. Согласно представлениям времени издания Красной книги (1984), *гериций альпийский* был опубликован под названием *гериция кораллового*.

СЕМЕЙСТВО ТЕЛЕФОРОВЫЕ (THELEPHORACEAE)

До начала второй четверти настоящего столетия телефоровыми грибами называли все гименомицеты, имеющие распростертые плодовые тела с гладким или тонкозернистым гименофором. Более углубленное изучение микроскопического строения этой большой группы грибов доказало разнородность телефоровых грибов.

В настоящее время самым важным признаком семейства считают строение и окраску спор. Они могут быть шиповатые или даже с выростами, явно бугорчатые, коричневатые, буроватые или бурые.

Строение плодовых тел может быть самым различным: они распростертые, с гладким или шиповатым гименофором; рогатиковидно-разветвленные; шляповидные, с центральной ножкой и гладким, морщинистым или шиповатым гименофором.

Предпочтение в систематизации этой группы грибов микроскопических признаков казалось многим микологам неприемлемым. Но изучение химического состава плодовых тел подтвердило положение Н. П а т у й а р а, высказанное

уже в 1900 г.: у всех изученных представителей семейства, независимо от формы плодового тела, найдено весьма специфическое соединение — телефоровая кислота (один из терфенилхинонов).

Телефоровые грибы распространены во всем мире в местах, где имеются леса; они обитают на древесине, на опаде, на почве. Их 18 родов объединяют около 200 видов.

Грибы рода *томентелла* (*Tomentella*) растут на гнилой древесине, валежных стволах, разрушенных уже другими грибами пнях хвойных и лиственных деревьев. Обычно встречаются все оттенки ржавого, коричневого, бурого цветов вплоть до черного (белые, желтые, зеленые, серые, розовые). Плодовые тела всегда распростертые, с мучнистой или слегка зернистой поверхностью. Они так малозаметны, что даже в крупных микологических гербариях представлены очень скудно. Зато они очень красивы даже при небольшом увеличении микроскопа: хорошо видны гифы, базидии, своеобразные шиповатые или почти звездчатые споры.

Каково значение такой своеобразной оболочки спор? Можно думать, что споры, снабженные длинными шипами, более медленно падают в воздухе (из-за большего трения) и поэтому переносятся ветром дальше, чем гладкие споры. Опытов по сравнению распространения гладких и шиповатых спор, к сожалению, до сих пор почти не проведено.

В сухих сосновых лесах и особенно на лесосеках часто встречается *телефора наземная* (*Thelephora terrestris*, рис. 189). Ее плодовые тела рогатиковидные или почти воронковидные, кожистые, темно-коричневые, с бугорчатым сероватым гименофором. Когда плодовое тело образуется рядом с сеянцем сосны (или какого-либо другого дерева), оно может обволакивать сеянцы и приводить их к гибели. При этом нельзя называть гриб паразитом: он пользуется сеянцем только как подпором. Тем не менее в лесных питомниках этот гриб может вызывать серьезные повреждения. С другой стороны, экспериментами установлено, что телефора образует с сосной микоризу. Следовательно, мы имеем дело с полезным грибом, который может быть и вредным. Когда телефора наземная не находит подходящей опоры, гриб может образовать на нижней стороне валежных веток или даже небольших камней распростертые плодовые тела. В таком виде он ничем не отличается от томентеллы; следовательно, один и тот же гриб может проявляться в различных жизненных формах.

Еще более заметны для наблюдателя природы грибы небольшой группы родов, которых по форме плодового тела иногда называют ежевиковыми грибами. У них шляпка с центральной или эксцентрической, реже боковой ножкой; на нижней стороне шляпки висят густо расположенные шипы.

В роде *гиднеллум* (*Hydnellum*) у нас известно 8 видов. Все эти грибы имеют кожистую или дере-

вянистую консистенцию, толстую шляпку и центральную ножку.

В хвойных и смешанных лесах в конце лета и осенью часто встречается *гиднеллум плотный* (*Hydnellum constrictum*). Обратноконусовидные плодовые тела (диаметром до 12 см) растут нередко сросшимися (по 2—3), с войлочной кремовой или коричневатой поверхностью, которая всегда имеет фиолетовый или голубоватый оттенок. Ткань гриба в разрезе с многочисленными голубоватыми полосами. Шипы гименофора бледные, затем ржаво-коричневые.

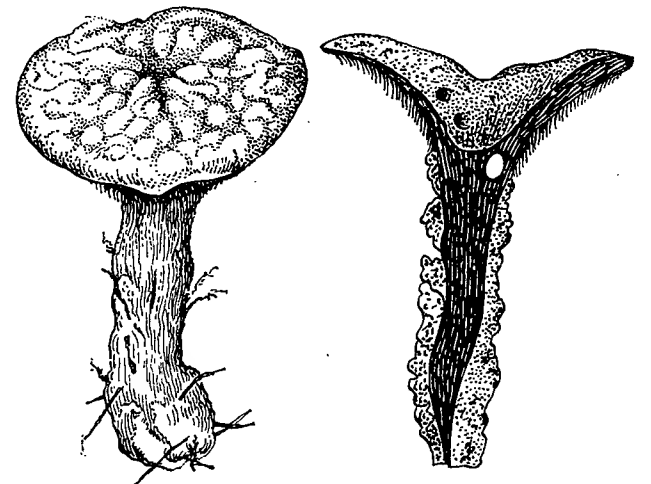
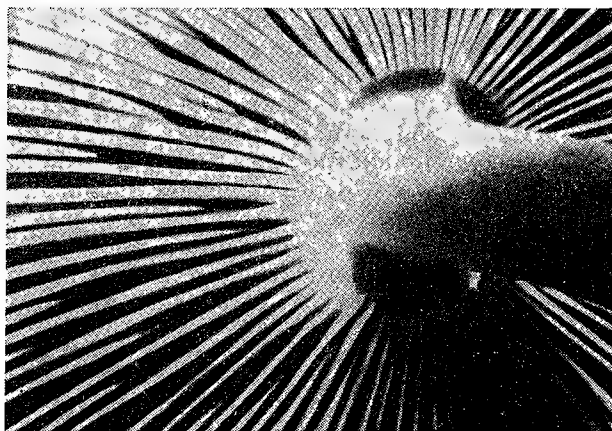


Рис. 190. Гиднеллум ржавчинный (*Hydnellum ferrugineum*). Плодовые тела (с п р а в а — в разрезе).



Рис. 191. Плодовые тела грибов рода саркодон. Слева — саркодон черепитчатый (*Sarcodon imbricatus*); справа — саркодон светло-бурый (*S. fuliginosus*).



Не менее часто встречается в хвойных лесах и другой гриб — *гиднеллум ржавчинный* (*H. ferrugineum*, рис. 190), который отличается коричневыми и коричневыми шляпками без фиолетового оттенка и буроватыми полосами в ткани. Растущие плодовые тела нередко водянистые, содержат жидкость ржавого цвета, которая нередко выступает каплями на поверхности шляпки. Это явление, хорошо известное как гуттация у цветковых растений, наблюдается у целого ряда дереворазрушающих афиллофоровых грибов. «Излишки» воды возникают, по-видимому, в результате интенсивного процесса обмена веществ во время быстрого роста плодовых тел. Известно также, что конечными продуктами разложения древесины и прочих органических соединений у этих грибов служат углекислый газ и вода.

Третий близкий, растущий в таких же местобитаниях вид — *гиднеллум оранжевый* (*H. aurantiacum*) — отличается от описанных меньшими плодовыми телами, диаметром до 6 см и оранжевой или слегка коричневатой поверхностью. Шипы гименофора беловатые с оранжевым оттенком, у старых плодовых тел буроватые.

Род *саркодон* (*Sarcodon*) имеет мясистые плодовые тела довольно больших размеров, шляпки нередко диаметром до 20 см. Грибы растут на почве в хвойных и смешанных лесах.

Наиболее распространенный у нас вид — *саркодон черепитчатый* (*Sarcodon imbricatus*, рис. 191). Шляпка диаметром 5—20 см, коричневая, покрытая крупными, более темными, черепитчато расположенными чешуйками. Шипы длиной до 7 мм, светло-коричневые. Ткань горьковатая. Гриб встречается начиная с сентября в хвойных (особенно сосновых) лесах, иногда в большом количестве. Молодые плодовые тела съедобные, но не особенно вкусные.

Почти такие же плодовые тела, но нередко с пурпуровым оттенком и покрытые только едва заметными чешуйками имеет *саркодон лощенный* (*S. laevigatus*). Иногда плодовые тела даже совсем гладкие. Растет в сосновых лесах с июля по сентябрь.

Третий близкий вид — *саркодон светло-бурый* (*S. fuligineo-albus*, рис. 191) — имеет шляпку несколько меньших размеров (диаметром до 10 см); поверхность голая, вначале беловатая, затем от кремовой до грязно-охряной. В отличие от большинства видов светло-бурая ткань этого саркодона приобретает при высыхании сильный запах кумарина (напоминает запах сушеных корней цикория). Гриб приурочен к сосновым лесам, где растет с конца лета до начала осени.

Рис. 192. Способы прикрепления пластинок к ножке у агариковых грибов:
1 — свободная пластинка; 2 — приросшая краем; 3 — приросшая зубцом.

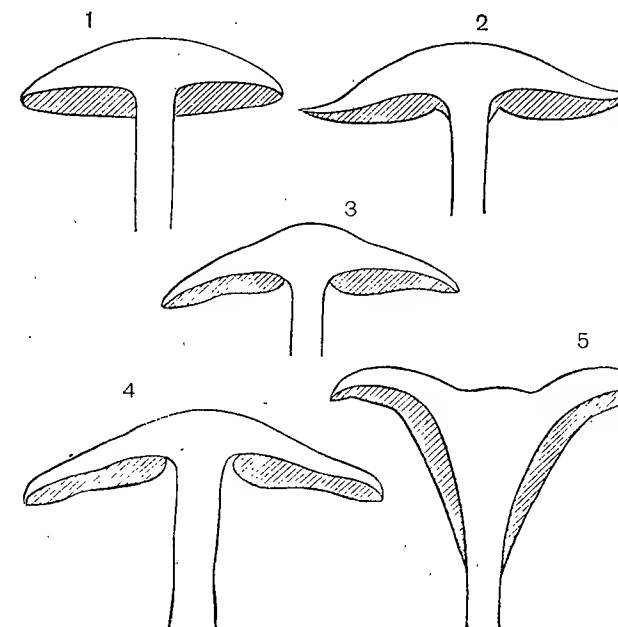


Рис. 193. Типы прикрепления пластинок у агариковых грибов:
1 — прикрепление к ножке всем краем; 2 — прикрепление зубцом; 3, 4 — свободные; 5 — нисходящее по ножке.

ПОРЯДОК ПЛАСТИНЧАТЫЕ, ИЛИ АГАРИКОВЫЕ (AGARICALES)

Виды этого порядка представлены в основном грибами с мягкомысистыми плодовыми телами, с центральной ножкой и шляпкой на ней. Реже плодовые тела имеют хрящеватую или кожистую консистенцию и боковую ножку. Бывают они и без ножки — сидячие: это характерно для некоторых видов, развивающихся на древесине, таких, как *вешенка обыкновенная* (*Pleurotus ostreatus*). Гименофор пластинчатый или трубчатый, связанный по происхождению с пластинчатым путем возникновения перемычек между пластинками (с. 264). Порядок охватывает 16—18 семейств. Деление на семейства производится по окраске спор и гименофора, по наличию или отсутствию частного и общего покрывала и по строению и типу расположения пластинок по отношению к ножке. Пластинки могут быть свободные, не достигающие ножки и достигающие ножки, но не прикрепленные к ней (рис. 192). Пластинки могут прикрепляться к ножке всем краем или зубцом. Есть пластинки, нисходящие по ножке, и т. д. (рис. 193).

Край пластинок бывает ровный, изрезанный, окрашен иначе, чем вся пластинка, и т. д.

Поверхность пластинки — гимений. Он состоит из базидий с базидиоспорами, парафиз и цистид (см. с. 218). Известное систематическое значение имеет и анатомическое строение пластинок, особенно их центральная часть — трама. Трамы пластинчатых грибов подразделяют на 4

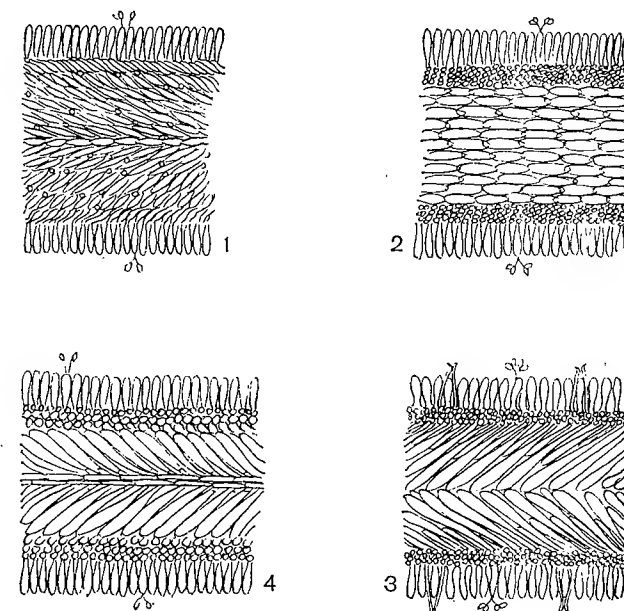


Рис. 194. Типы трам у агариковых грибов:
1 — неправильная; 2 — правильная; 3 — билатеральная; 4 — перевернутая.

типа (в соответствии с расположением составляющих их гиф, рис. 194).

Неправильная трама состоит из неправильной формы переплетающихся гиф. Это типичные толстые гифы (рис. 194). Такая трама характерна для видов рода *лентинус* (*Lentinus*).

Правильная трама состоит из гиф, которые идут более или менее параллельно длине пластинок. Иногда они переплетаются, сохраняя это направление. Такая трама сложена из гиф с цилиндрическими клетками (рис. 194). Такую структуру имеют пластинки видов рода *лепиота*, или *гриб-зонтик* (*Lepiota*).

Билатеральная трама имеет центральную часть, сложенную из параллельных гиф. Эта часть невелика и образует тонкий слой в середине пластинки. От этого слоя трамы гифы расходятся в двух противоположных направлениях к краям пластинки. Они образуют боковой слой трамы (рис. 194). Типичная билатеральная трама развивается в пластинках видов рода *мухомор*, или *аманита* (*Amanita*).

Инвертная, или перевернутая, трама имеет сходное строение с билатеральной, но гифы боковых слоев как бы перевернуты и направлены к центру пластинки (рис. 194). Такая трама типична для пластинок родов *вольвариелла* (*Volvariella*), *плутей* (*Pluteus*).

Агариковые — сапротрофы на почве, опаде и древесине, микоризообразователи (особенно с древесными породами). Немногие из них — паразиты.

СЕМЕЙСТВО БОЛЕТОВЫЕ (BOLETACEAE)

В этом семействе 17 родов и около 250 видов грибов. В Советском Союзе насчитывается 13 родов и около 90 видов.

Плодовые тела болетовых грибов в морфологическом отношении довольно однообразны. Все они не только однолетние, но и эфемерные, растущие всего несколько суток, мясистые, состоящие из шляпки и обычно центральной ножки. Внизу шляпки находится губчатый (трубчатый), исключительно редко переходящий в пластинчатый гименофор, как правило, легко отделяющийся от ткани шляпки.

Большое систематическое значение для определения родов и видов болетовых имеет характер строения шляпки, гименофора и поверхности ножки. Поверхность шляпки может быть гладкой, морщинистой, волнистой, сухой или влажной.

Споры образуются на внутренней стороне трубочек, на особых микроскопических выростах — базидиях со стеригмами, как правило, по 4 на каждой базидии. Споры различают по размерам, в основном длиной от 5 до 20 мкм, по форме — от шаровидных (редко) до веретеновидных; по характеру поверхности — гладкие, очень редко скульптурированные; по окраске — в массе белые, розовые, желтые, бурые, оливковые или, наконец, очень редко, черные.

Размеры плодовых тел болетовых грибов варьируют в значительной степени. Диаметр шляпки по величине может быть от 15-копеечной монеты (березовик в Арктике) до полуметра (белый гриб в средней полосе СССР), а соответственно, и по массе — от нескольких граммов до почти 4 кг. Однако такие крайние по размерам, очень мелкие и очень крупные, плодовые тела встречаются редко. Обычно вырастают средние, со шляпками диаметром от нескольких сантиметров до 20 см, что зависит главным образом от вида или систематической формы гриба. Ножки плодовых тел у одних и тех же видов нередко тоже значительно различаются. При произрастании на низких сыроватых местах, среди мхов, травянистых растений они более или менее вытянуты, а в местах сухих с низким моховым покровом или травостоем соответственно короткие, утолщенные.

Растут болетовые грибы чаще на почве в лесах, реже — в тундрах, а также на древесине (2 вида) и как паразиты на других грибах (2 вида). Подавляющее большинство их — микоризообразователи, т. е. находятся в симбиозе с древесными растениями, образуя *э к т о т р о ф н у ю м и к о р и з у*. При этом мицелий гриба развивает на самых молодых корнях деревьев плотный наружный чехлик с гифами, отходящими от него отчасти в почву, отчасти пропикающими внутрь самой коры корней, где он, распространяясь по межклетникам, образует обычно однослойную грибную ткань, называемую сетью Гартига.

Микоризное сожительство (симбиоз) взаимно выгодно обоим симбионтам: гриб извлекает из почвы для дерева дополнительные, малодоступные питательные вещества и воду, а дерево снабжает гриб продуктами своего фотосинтеза — углеводами.

Болетовые грибы могут образовывать микоризу с одной, с несколькими или даже с многими древесными породами, в систематическом отношении иногда очень удаленными друг от друга (например, с хвойными и лиственными). Но часто наблюдают, что гриб того или иного вида приурочен к деревьям только одного вида или одного рода: к лиственнице, березе и т. д. В пределах же рода (к отдельным видам) они обычно оказываются «нечувствительными». Однако в случае с родом *сосны* (*Pinus*) наблюдается большая приуроченность не ко всему роду в целом, а к составляющим его двум под родам: к двухвойным соснам (например, к сосне обыкновенной) и к пятихвойным (например, к сибирскому кедру). Нельзя не отметить и таких случаев, когда некоторые микоризные грибы, изолированные от древесных корней, могут, по-видимому, развиваться как сапротрофы, довольствуясь опадом (опавшие хвоя, листья, гнилая древесина) тех древесных пород, с которыми они обычно образуют микоризу. Например, белый гриб был найден на вершине огромного валуна в сосновом лесу, а болетин азиатский (спутник лиственницы) — на высоком трухлявом пне березы, произраставшей в лиственном лесу.

Надо отметить и то, что в искусственно созданных лесонасаждениях из той или иной древесной породы сопровождающие их особенно характерные виды микоризных грибов встречаются иногда очень далеко от границ своего естественного ареала. Кроме древесных пород, для произрастания болетовых грибов большое значение имеют тип леса, тип почвы, ее влажность, кислотность и т. д.

В природе мы отчетливо наблюдаем связь между нахождением тех или иных видов грибов с отмеченными условиями местообитания: одни из них растут в сухих, другие — во влажных типах леса; одни — на песчаных, другие — на глинистых или торфяных почвах, на кислых — с низким показателем pH или на щелочных — с высоким показателем pH и т. д. Отдельные указания на более или менее характерную приуроченность их в этом отношении будут приведены далее при кратких описаниях видов грибов.

По своему географическому распространению семейство болетовых космополитное, кроме Антарктиды, охватывает все континенты, но при этом отдельные роды и виды его распространены очень неравномерно. Подавляющее большинство грибов произрастает в лесах умеренных широт Евразии и Северной Америки. Здесь же сосредоточено и наибольшее разнообразие их видов.

Вследствие этого можно предположить, что с умеренными широтами в основном связано и происхождение болетовых грибов. Виды американских грибов встречаются в Японии, Китае и на Дальнем Востоке нашей страны.

Кроме северной умеренной зоны, болетовые грибы произрастают еще и в холодной зоне, в тундрах Арктики, где их известно лишь 3—4 вида, причем очень широко распространена и часто встречается только одна горноарктическая форма березовика с мелкими плодовыми телами — *Leccinum scabrum f. rotundifoliae*. В жаркой пустынной зоне болетовые отсутствуют. В тропической лесной зоне они появляются вновь, но в очень небольшом числе видов. В умеренной зоне южного полушария их тоже немного, а в южной холодной зоне, в Антарктиде, отсутствуют. При этом в одной и той же зоне они распространены очень неравномерно. Так, в северной умеренной зоне холодостойкие виды идут далеко на север и переходят в тундру, а более теплолюбивые, наоборот, ограничиваются умеренными или даже только самыми теплыми южными широтами.

Образование плодовых тел у болетовых грибов происходит в разные сроки. В средних умеренных широтах — с июня по октябрь, очень редко — в мае и ноябре; на Черноморском побережье Кавказа еще и в декабре, январе, причем и в эти сроки плодовые тела появляются не все время, а с перерывами, вследствие чего в плодonoшении образуется несколько периодов, называемых в народе «слоями» или «наростами». В средне-лесной полосе таких слоев бывает 4—5; на севере, в тундре и в высокогорьях, наоборот, только один такой слой — обычно в августе, очень редко начинается иногда с конца июля. Замечено также, что в одни и те же годы, особенно урожайные, тот или иной гриб образует плодовые тела почти повсюду в определенном районе, а в другие годы, менее урожайные, — лишь в отдельных участках. Все это зависит от вида гриба, от погоды текущего сезона и от условий местообитания, где он произрастает. Однако точно предсказать, где и когда будет урожай либо неурожай, наука пока еще не может.

В связи с только что сказанным очень различной бывает и урожайность болетовых грибов с единицы площади. По имеющимся сведениям, например, урожайность белого гриба при благоприятных условиях произрастания достигает около 500 кг, а масленка — даже почти 1000 кг свежих грибов с 1 га. Вместе с тем в неурожайные годы можно получить всего несколько килограммов с 1 га либо совсем ничего. При вычислении запасов грибов в среднем иногда принимают 100 кг с 1 га. Однако урожайность часто снижается в значительной степени, а в некоторые годы — даже до полного уничтожения вредителями из мира насекомых. Максимальный вред болетовым грибам наносят личинки мух из семейства *Muscidae*, в то время как

почти всем пластинчатым грибам — личинки лесных комаров из семейства *Mycetophilidae*. Что касается грибных вредителей, то на живых плодовых телах болетовых они встречаются очень редко. Сравнительно чаще из них можно встретить представителей из рода *Sepedonium*, особенно *S. chrysospermum*, обычно развивающихся на нижней стороне шляпки, сначала в виде белой, потом ярко-золотисто-желтой плесени, в которой под микроскопом легко видны его ярко-золотисто-желтые бородавчатые споры (хламидоспоры).

Вероятно, ввиду того что подавляющее большинство видов болетовых грибов являются микоризообразователями, в культуре их, как правило, не удается довести до плодоношения и поэтому их искусственно не разводят. Исключение представляют два близких вида моховиков, которые произрастают на древесине и у которых были получены плодовые тела в культуре (с. 264).

Мицелий болетовых грибов в культуре у представителей одних родов (*Boletinus*, *Suillus*, *Xerocomus*) развивается несколько лучше, чем у других (*Leccinum*, *Boletus*). Споры болетовых прорастают вообще с большим трудом, иногда удавалось добиться этого лишь после добавления в культуру гриба дрожжей или бактерий.

Плодовые тела подавляющего большинства видов болетовых грибов съедобны, и их используют в пищу. Ассортимент видов съедобных грибов среди болетовых очень различен в разных странах и даже в пределах одной и той же страны. В таких странах, как Великобритания и США, дикорастущие грибы вообще не собирают и не используют. Не употребляют в пищу грибы народы Крайнего Севера СССР: эвены, ненцы, чукчи, эскимосы и другие. Довольно равнодушны к ним коренные народы Средней Азии, Кавказа, а также центральных и восточных областей страны, например татары, башкиры. И наоборот, русские, где бы они ни жили, едят грибы большими любителями грибов, причем не только в смысле их использования в пищу, а считают за большое удовольствие даже сам их сбор. Однако и у них количество собираемых грибов не вполне постоянно и подвержено значительным колебаниям. Последнее зависит в большой степени от местности, где они проживают, от того, какие виды грибов там произрастают, а также от их урожая. В урожайные годы обычно собирают грибы только наиболее ценных видов; в неурожайные же и в очень перенаселенных местностях, как правило, собирают все, включительно до самых малоценных. Самым известным и дорогостоящим в семействе болетовых и всех вообще грибов в СССР является белый гриб, относящийся к 1-й категории ценности; затем идут осиновик, березовик, маслята — к 2-й категории; моховики обычно относят к 3-й категории, а такие, как козляки и болетины, — 4-й.

Болетовые грибы употребляются в пищу, как и другие из агариковых, свежими (варенные, жа-

ренные) или тем или иным способом консервированными, но солят их по сравнению с другими грибами редко.

Что касается ядовитых грибов, то таких среди болетовых, по-видимому, нет. Только очень немногие из них несъедобны из-за горького или вообще неприятного вкуса мякоти (об этом будет сказано при описании отдельных видов). В условиях Евразии таких видов насчитывают всего не более одного десятка. Правда, в литературе, особенно в западноевропейской, очень часто отмечалось и отмечается теперь наличие среди болетовых ядовитых и даже очень ядовитых видов. Рекорд в этом отношении побил так называемый сатанинский гриб, носящий такое же устрашающее и научное название — *Boletus satanas*! Но в последнее время все чаще стали появляться сведения о нем, особенно во французской и чехословацкой литературе, как о вполне съедобном и даже вкусном (в вареном и жареном виде) грибе. Дурная слава о сатанинском грибе, возможно, произошла и распространилась потому, что его пробовали есть прямо сырым (например, в салатах), без кулинарной обработки, и в таких случаях от него действительно происходили неприятные гастрические явления, смертных случаев не было зарегистрировано.

Сообщения о ядовитости свежих грибов часто встречались и в отношении других видов. Особенно «доставалось» *дубовику оливково-бурому* (*B. luridus*), который из-за этого, под стать сатанинскому грибу, по-немецки и называется *Nehenpilz* («ведьмин гриб»). Потом оказалось, что в этом отношении стали считать беззащитным даже наш обычный осиновик и некоторые другие грибы с синеющей на изломе мякотью.

Теперь интересно взглянуть, как к этому положению о ядовитости отмеченных болетовых грибов относились сборщики грибов и авторы специальной литературы в России и в СССР. Прежде всего сборщики болетовых грибов сырыми их никогда не ели. Сатанинский гриб из-за его редкой встречаемости и незначительного обилия, как правило, вообще не был знаком нашим сборщикам или не отличался ими от обычных видов дубовиков — оливково-бурого и крапчатого. Что же касается этих последних, то там, где они произрастают, их обычно использовали и используют теперь в пищу жареными или вареными. Таким образом вопрос о ядовитости их даже не возникал и не возникает. Правда, некоторых людей иногда отпугивала яркая окраска гриба и посинение мякоти на изломе. Такие грибы они не брали или использовали только после предварительного отваривания.

Что касается русской и советской микологической литературы, то она до последнего времени в указанном отношении следовала за зарубежной, считая, например, сатанинский гриб очень ядовитым. В одной статье к ядовитым был причислен

и дубовик оливково-бурый, но последнее вскоре же было оспорено.

Следует еще отметить, что некоторые болетовые грибы содержат в своих плодовых телах антибиотические вещества, которые есть и в еловой форме белого гриба (*Boletus edulis* f. *edulis*). Они действуют бактериостатически на кишечную палочку (*Escherichia coli*) и разновидности туберкулезных микробов (*Mycobacterium tuberculosis* var. *hominis* и *M. tuberculosis* var. *bovis*), а также на некоторые сапрофитные микроорганизмы из почв естественных местообитаний гриба.

Известно, что в плодовых телах болетовых содержится антибластические вещества, действующие против злокачественных опухолей у мышей. Из таких видов известен как белый гриб, так и сатанинский гриб (табл. 22). Однако о дальнейших исследованиях в этом направлении сведений нет.

Прежде чем перейти к систематической характеристике болетовых грибов, надо немного остановиться на русских названиях, которые к ним применяют.

В прежнее время на Руси грибы вообще называли губами. В XV—XVI вв. их у нас стали называть также и грибами. При этом известно, что так называли сначала только болетовые или даже один белый гриб («Пирог и с грибы, и с рыжиками, и с груздями...»), «Грибы сушити и грузди и рыжики солити». «Домострой», XVI в.). В настоящее время сборщики грибов уже различают много видов или групп их: обабки, масленки, моховики. Как правило, эти названия применяют к наиболее обычным, часто встречающимся и имеющим то или иное практическое значение грибам. Но очень многие виды и роды, не имевшие ранее собственных русских названий, не имеют их и теперь. В результате авторам, пишущим о грибах, иногда приходится их создавать. Для родов в отдельных случаях оказывается более удобным использовать отмеченные выше народные названия групп, но, если таких нет, создавать их вновь, обычно путем транслитерации с латинского. Что касается видовых эпитетов, то, если нет соответствующих народных, они не транслитерируются с латинского, а переводятся. В тех случаях, когда перевод с латинского оказывается почему-либо неудобным, его производят от другого, более или менее характерного признака, чем существующее латинское название. Надо заметить, что такие новые названия не скоро приживаются в народе, особенно если грибы (их носители) не имеют практического значения. Но как только они начинают его иметь, как только об этих грибах начинают говорить, так названия усваиваются очень быстро и закрепляются на практике.

В систематическом отношении семейство *болетовых* (*Boletaceae*) объединяет 5 подсемейств: *стробиломицетовидных* (*Strobilomycetoideae*), *болетовидных* (*Boletoidae*), *масленковидных* (*Suile-*

loideae), *гиропоровидных* (*Gyrodoroideae*) и *гиродоновидных* (*Gyrodonoideae*).

Подсемейство стробиломицетовых содержит в основном 2 рода — *стробиломицес* (*Strobilomyces*) и *болетелл* (*Boletellus*).

Род стробиломицес, или шишкогриб, имеет шляпку негладкую, чешуйчатую. В умеренной полосе Европы, Азии и Северной Америки наиболее распространен только один вид — *шишкогриб хлопьеножковый* (*Strobilomyces floccopus*), с чешуйчатой шляпкой, сетчатоорнаментированными, в массе буро-черными спорами. Этот гриб растет в лиственных и смешанных лесах.

В СССР встречается изредка в Карпатах, на Кавказе и на юге Дальнего Востока. Шишкогриб съедобен, но из-за редкой встречаемости и невысокой пищевой ценности хозяйственного значения не имеет.

Род болетелл охватывает грибы, у которых споры длиной до 20 мкм, гладкие, продольноборозчатые или крылатые, в массе оливково-черные. Распространен болетелл в Северной Америке, в тропиках и субтропиках Центральной Америки, на островах Океании, в Австралии, Азии и Африке. В Европе он не встречается.

К подсемейству болетовидных относят большинство родов семейства болетовых.

Род *порфириовик* (*Porphyrellus*) представлен грибами со спорами обычно гладкими, заметно удлинёнными, в массе красноватыми до коричневых. Из девяти видов рода только один широко распространен в Старом и Новом Свете северного полушария — *порфириовик порфироспоровый* (*P. pseudoscaber*). Плодовое тело бархатистое, темное. Произрастает в широколиственных, реже хвойных лесах в Европе, Азии и Северной Америке. В СССР отмечен там же, где шишкогриб хлопьеножковый, а также на юго-западе Украины и в горном лесу южной Киргизии. Съедобен, но неценный. На юге Дальнего Востока встречается еще несколько видов этого рода.

У грибов рода *тилопил* (*Tylopilus*) гименофор обычно светлый. Споровая пыль розоватая или светло-буроватая. В роде 18 видов.

Желчный гриб (*T. felleus*, табл. 22) похож на белый гриб, но губчатый слой у него розоватый и ножка сверху не с белым, а с темным сетчатым рисунком на более светлом фоне; мякоть горькая. Желчный гриб обитает в хвойных и лиственных лесах Европы, Азии (Япония) и Северной Америки; в СССР — в европейской части и на Кавказе. Очень редко встречается в Западной и Восточной Сибири, а на Дальнем Востоке пока не обнаружен (там другой вид). Из-за горькой мякоти несъедобен.

Род *обабок* (*Leccinum*) объединяет около 25 видов, однако многие из них некоторые авторы признают только как подвиды, разновидности или формы других видов. Распространен обабок в Арктике, умеренной зоне и субтропиках. Нож-

ка гриба обычно цилиндрическая или постепенно утолщена книзу, с чешуйчатой (как бы с заусеницами) поверхностью. Самые распространенные, обычно 2-й категории ценности съедобные грибы. При сушке и варке они чернеют, поэтому их называют черными.

В северном полушарии из обабков очень часто встречается *березовик обыкновенный* (*L. scabrum*), представленный многими формами. Шляпка чаще серо-бурая, буроватая, но бывает почти черная или белая (табл. 22). Мякоть на изломе не изменяется. Поселяется всегда только рядом с березой различных видов, в лесах и на болотах умеренной зоны, а также в тундрах Арктики и в некоторых высокогорных лесах более южных местностей. Известен в Старом и Новом Свете.

Березовик розовеющий (*L. oxudabile*) от березовика обыкновенного обычно хорошо отличается «мраморной» окраской шляпки. Бурные участки ее перемежаются с более светлыми или даже белыми, а также сравнительно более крупными серыми чешуйками на ножке, розовеющей мякотью на изломе и образованием плодовых тел только осенью. Произрастает этот гриб обильно в северных сырых лесах и в тундрах, а также на высокогорьях с тем или иным видов древесных и кустарниковых берез. Известен на севере Западной Европы. В СССР его обычно собирают и используют в пищу вместе с березовиком обыкновенным.

Грабовик (*L. griseum*) тоже очень сходен с березовиком обыкновенным, но мякоть его на изломе синее, затем чернеет. Произрастает он не с березой, а с грабом или грабинником, реже с другими лиственными породами в южной половине лесной зоны. В СССР встречается чаще в Крыму, на Кавказе, а также в Карпатах.

Осиновик красный (*L. aurantiacum*, табл. 22), как и березовик, имеет много форм, отличающихся в основном окраской шляпки и произрастанием с различными древесными породами. Шляпка со свисающей по краю кожицей, красная, оранжевая, буроватая, реже желтая или белая. Мякоть на изломе обычно лиловет или синее, под конец чернеет. Произрастает осиновик чаще с осинкой, березой, реже с дубом, тополем, сосной, елью. Распространен в Старом и Новом Свете. В умеренных условиях северного полушария вместе с березовиком является одним из самых распространенных и ценных съедобных грибов.

Обабок чернеющий (*L. nigrescens*) имеет плодовое тело, в том числе и губчатый слой, более или менее желтоватое, светло-желтое. Ножка гриба с чешуйками, расположенными продольными рядами; мякоть краснеет на изломе, потом чернеет. Произрастает с дубом, буком. Известен в Европе. В СССР отмечен в Карпатах и на Кавказе.

Обабок дальневосточный (*L. extremiorientalis*) отличается шляпкой морщинистой, бугорчатой,

со свисающей по краю буроватой кожицей. Губчатый слой шляпки — грязновато-желтоватый; ножка с мелкими, редкими чешуйками. Произрастает гриб в дубняках на Дальнем Востоке СССР, где был впервые найден и описан. Предполагают, однако, что этот вид идентичен с североамериканским *L. subglabripes* и, возможно, принадлежит не к роду обабков, а к роду болет. Гриб съедобен.

Обабок окрашенноногий (*L. chromapes*) легко отличается от всех других обабков розовой окраской шляпки, желтоватой ножкой с розовыми чешуйками, розовой, а в основании ножки ярко-желтой мякотью, желтым мицелием и розоватыми спорами. Произрастает с дубом и березой. Этот вид гриба североамериканско-азиатский. В СССР известен лишь в Восточной Сибири (Восточный Саян) и на Дальнем Востоке. За розоватые споры некоторые авторы относят его не к роду обабков, а к роду *тилопил* (*Tylopilus*).

Род *болет* (*Boletus*) содержит 50 видов. Плодовое тело этих грибов обычно крупное, толстомясистое. Ножка чаще клубневидноутолщенная, особенно у молодых, с характерным рельефным сетчатым рисунком, начинающимся от вершины, реже с мелкими хлопьями или совсем гладкая.

Один из самых распространенных видов этого рода и всего семейства — *белый гриб* (*B. edulis*, табл. 22). Он самый ценный в пищевом отношении из всех съедобных грибов вообще. Имеет около двух десятков форм, отличающихся главным образом окраской плодового тела и микоризной приуроченностью к той или иной древесной породе. Шляпка беловатая, желтая, буроватая, желто-бурая, красно-бурая или даже почти черная. Губчатый слой у молодых экземпляров чисто-белый, позднее желтоватый и желтовато-оливковый. На ножке светлый сетчатый рисунок. Мякоть белая, на изломе не изменяется. Произрастает с очень многими древесными породами — хвойными и лиственными, в средней полосе европейской части СССР — чаще с березой, дубом, сосной, елью, но ни разу в СССР не был отмечен с такой распространенной породой, как лиственница. В арктической и горной тундрах изредка произрастает с карликовой березкой. Вид голарктический, однако в культурах соответствующих древесных пород известен и вне Голарктики (например, Австралия, Южная Америка). Местами произрастает в изобилии. В СССР белый гриб обитает преимущественно в европейской части, в Западной Сибири, на Кавказе. Очень редок он в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Белый гриб используется в свежем виде и в различных заготовках, особенно ценится сушеный. Белым называется потому, что при варке и в заготовках мякоть его не темнеет.

Следующие три вида болетов довольно близки между собой: *болет буро-желтый* (*B. appendiculatus*) с бурой шляпкой; *болет Фехтнера* (*B. fechtnerii*) с серебристо-белой или бледной серова-

то-буровой; *болет королевский* (*B. regius*) с розовой или красной шляпкой. Все они отличаются от белого гриба желтым губчатым слоем и желтой, синеватой на изломе мякотью. У болета Фехтнера мякоть белая, голубеет на изломе. Это теплолюбивые виды, произрастающие в широколиственных лесах, обычно на более или менее карбонатных почвах. Распространены в основном в Европе, чаще в Средиземноморье; в СССР — в Крыму, на Кавказе; некоторые встречаются на севере Украины и в Прибалтике, изредка отмечаются на Дальнем Востоке. Возможно, одни из них, различающиеся главным образом по окраске плодового тела, представляют только формы других видов.

Далее рассмотрим такие виды (тоже теплолюбивые), у которых губчатый слой и мякоть, как и у предыдущих, более или менее желтые, желтоватые, но ножка без сетчатого рисунка.

У *болета Юнквила* (*B. junquilleus*) почти все плодовое тело ярко-желтое, мякоть резко синеватая на изломе. Произрастает изредка в буковых и дубовых лесах Западной Европы, в СССР не отмечен.

Болет полубелый (*B. impolitus*) имеет шляпку охристо-желто-коричневую с красноватыми или ржаво-буроватыми пятнами. Мякоть его с неприятным запахом карболки или иодоформа, но не всегда, иногда почти без запаха. Поселяется этот гриб обычно под дубами, единично и группами. Растет в Европе и Северной Америке; в СССР известен в центральной и южной полосе европейской части. Из-за неприятного запаха в некоторых местностях его не собирают, но отдельные сборщики, например в окрестностях Харькова и Умани, охотно используют его в пищу после предварительного отваривания.

Для следующих двух видов грибов характерен горький вкус и несколько неприятный запах, вследствие чего оба они отмечены в литературе как несъедобные.

Болет красивый (*B. calopus*) отличается шляпкой сероватой или охристо-буроватой. Ножка его у вершины лимонно-желтая, ниже красная до темно-красной, у основания — до бурой. Растет этот гриб в хвойный и лиственных лесах Европы; в СССР известен в европейской части (Прибалтика, Украина), на Кавказе и на Дальнем Востоке.

У следующей группы грибов рода болет характерным признаком служит красная или оранжевая окраска трубчатого слоя. Ножка чаще более или менее клубневидная, с сетчатым рисунком, пунктированно-чешуйчатая или почти гладкая. Как и виды предыдущей группы, они произрастают преимущественно в широколиственных лесах. Распространены в основном в Европе, реже на других континентах. Всего в этой группе насчитывается около десятка видов. Из них чаще встречается *дубовик оливково-*

бурый (*B. luridus*, табл. 22). Шляпка его оливково-бурая; губчатый слой оранжево-красный и от надавливания резко синеватый; сетчатый рисунок на ножке с удлиненными петлями. Произрастает дубовик с дубом, буком, но изредка и другими породами. Распространен в Европе, Северной Африке, Азии (Малая Азия, Япония) и, возможно, в Северной Америке. В СССР встречается в европейской части (доходит до широт Ленинграда), на Кавказе; очень редок в Западной Сибири и на юге Дальнего Востока, известно изолированное местонахождение в Восточной Сибири (Красноярский край), где он произрастает с березой.

Сатанинский гриб (*B. satanas*, табл. 22) имеет шляпку беловатую, светло-зеленоватую или светло-серовато-желтоватую, нередко с розоватыми пятнами, особенно по краю. Трубчатый слой сначала желтоватый, потом оранжевый и до красного; ножка толстая, клубневидная, светлоокрашенная, обычно с розоватыми пятнами, не с удлиненными, а с более или менее округлыми петлями сетчатого рисунка. Мякоть белая или слегка желтоватая, местами розоватая, голубеет на изломе, потом восстанавливается, с несколько неприятным запахом. Произрастает обычно в дубняках, на более или менее карбонатной почве. Распространен в Европе, Азии (Япония) и Северной Америке (Калифорния). В СССР встречается на Кавказе, на юге европейской части до Киевской и Рязанской областей.

Дубовик крапчатый (*B. erythropus*) очень походит на дубовик оливково-бурый, но на ножке не имеет сетчатого рисунка, вместо него — только мелкие, карминно-красные чешуйки. Распространен в Европе, Северной Африке, Малой Азии. Его географический ареал в СССР почти тот же, что и у дубовика оливково-бурого: в европейской части доходит до Ленинграда, встречается на Кавказе, юге Дальнего Востока и изолированно в Восточной Сибири.

Оба эти гриба вполне съедобны.

Дубовик Келе (*B. queletii*) сходен с предыдущими видами, но ножка его гладкая, без сетчатого рисунка и чешуек. Распространен этот гриб в Европе и Северной Африке. В СССР встречается чаще на Кавказе, реже на Украине, но далее к северу не отмечен. Известен также на Дальнем Востоке.

Род *моховик* (*Hegecomus*) объединяет представителей, как правило, с мелкими или средними по размерам плодовыми телами. Поверхность шляпки моховика обычно волокнистая, сухая. Трубчатый слой с довольно крупными, реже с мелкими порами, желтый, зеленовато-желтый; трама трубочек регулярная; ножка, как правило, более или менее цилиндрическая. Видов немного, притом не очень однородных. В последнее время некоторые авторы стали включать его в род болет.

В биологическом отношении виды моховиков довольно разнообразны. Большинство из этих грибов напочвенные, но два поселяются на древесине, а два паразитируют на грибах. Могут образовывать микоризу, но нечетко, с различными древесными породами. Все виды, особенно наиболее распространенные, вполне съедобны, хотя и не имеют очень высокой пищевой ценности (обычно это грибы 3-й категории).

Наиболее известен и очень распространен *моховик зеленый* (*X. subtomentosus*, табл. 23). Шляпка его желто- или буровато-оливковая, войлочная; трубчатый слой ярко-желтый, с широкими угловатыми порами. Произрастает в лесах, под различными хвойными и лиственными породами, иногда на гнилой древесине, на муравейниках, но, как правило, единично. Это голарктический вид, в СССР известен во всех лесных районах.

Моховик каштановый (*X. spadiceus*) очень сходен с предыдущим, но шляпка бурая, красновато-бурая или каштанового цвета. Встречается редко, обычно с елью. Некоторые авторы считают его только формой предыдущего вида.

Моховик желтомясый (*X. chrysenteron*) отличается от обоих предыдущих видов светло- или оливково-зеленым трубчатым слоем и ножкой красного цвета. Произрастает в хвойных и лиственных лесах Европы, Северной Америки, Азии (Япония). В СССР чаще и обильнее встречается в дубовых лесах южной половины европейской части.

Моховик тупоспоровый (*X. truncatus*) очень похож на грибы двух предыдущих видов, но отличается от них спорами с притупленным («срезанным») концом. Отмечен в Европе и Северной Америке; в СССР собран в европейской части (ряд областей Украины, Саратовская область) и на Северном Кавказе.

Три следующих вида, произрастающих на почве, различные авторы относят то к данному роду моховиков, то к предыдущему роду болетов. Два первых из них по внешнему виду сходны с обычными моховиками, но отличаются от них дивергентной трамой трубочек, как у болетов. Хозяйственного значения из-за редкой встречаемости они не имеют.

У *моховика красноватого* (*X. rubellus*) шляпка и ножка красного цвета; трубчатый слой желтый; мякоть на изломе слегка синеватая. Произрастает гриб в лиственных лесах, известен в Европе, Северной Африке, Восточной Азии, Северной Америке; в СССР — на юге европейской части, на Кавказе и Дальнем Востоке. Встречается редко.

Моховик припудренный (*X. pulverulentus*) походит на моховик зеленый, но ножка книзу с точечным красно-коричневым налетом и на изломе очень быстро синеватой мякотью. Обитает гриб в лиственных и смешанных лесах, чаще на песчаных почвах. Известен в Европе и Северной Аме-

рике; в СССР изредка встречается в европейской части, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Польский гриб (*X. badius*, табл. 23) похож либо на моховик, либо на болет, вследствие чего относится то к тому, то к другому роду или даже выделяется в особый род *псевдоболет* (*Pseudoboletus*). Ножка от цилиндрической до клубневидной; шляпка каштаново-бурая, в сухую погоду сухая, в сырую клейкая; трубчатый слой сначала беловатый (вследствие этого иногда смешивается с белым грибом), затем бледно-зеленовато-желтоватый; поры довольно мелкие, округлые; трама трубочек обычно более сходна с той, что бывает у моховиков, — регулярная, но иногда приближается к дивергентной; мякоть беловатая, на изломе более или менее синее. Произрастает в хвойных, реже в лиственных лесах, иногда на гнилых пнях или на коре, у основания стволов. Распространен польский гриб в Европе, Азии и Северной Америке; в СССР часто встречается в европейской части, особенно на западе, и лишь изредка — на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (о. Кунашир) и в Средней Азии (окрестности Алма-Аты). Это хороший съедобный гриб 2-й категории ценности. В прежние времена торговцы фальсифицировали им сушеный белый гриб, поскольку у него низ шляпки тоже беловатый.

Следующие четыре вида из этого рода хорошо различаются по своеобразным условиям местобитания: *моховик паразитирующий* (*X. parasiticus*) и *моховик астреевый* (*X. astraeicolus*). Первый растет на *ложном дождевике* (*Scleroderma aurantium*), второй — на *звездчатке гигрометрической* (*Astraeus hygrometricus*, табл. 40). Первый известен в Европе, Северной Африке и Северной Америке; в СССР встречен в двух пунктах европейской части (Смоленская область и Белоруссия), а второй известен пока лишь в Японии.

Моховики третьего и четвертого видов произрастают на древесине — пнях, у основания стволов и на опилках хвойных пород. Некоторые систематики помещают их в другие роды (*Pulveroboletus*, *Phlebopus*) или выделяют в особый род *Buchwaldboletus*.

Моховик полузолотистый (*X. hemichrysus*) серно-желтого цвета, с нисходящим трубчатым слоем. Известен в Европе и Северной Америке; в СССР — в европейской части (Полтавская область), на Кавказе и на Дальнем Востоке. Всюду очень редок.

Моховик древесный (*X. lignicola*) сходен с предыдущим, но по окраске не желтый, а красно-коричневый. В СССР не отмечен.

О двух последних видах было сказано выше, что у них довольно легко образуются плодовые тела в культуре, в то время как у остальных болетовых вырастить плодовые тела затруднительно или вообще пока не удастся.

Род *пульвероболет* (*Pulveroboletus*) характеризуется тем, что шляпка его с порошковатым на-

летом. Губчатый слой со слегка нисходящими трубочками, серовато-бурый или зеленовато-желтый; трама трубочек дивергентная, ножка неклубневидная, гладкая или с сетчатым рисунком. Распространен преимущественно в Северной Америке; в СССР встречены лишь 2 вида, оба на Дальнем Востоке (Приморский край), общие с североамериканскими.

Пульвероболет Равенеля (*P. ravenelii*) имеет шляпку около 5 см диаметром, с желтым налетом по краю, с остатками покрывала; мякоть синее на изломе, мицелий желтый. Произрастает с дубом.

У *пульвероболета сетчатоножкового* (*P. retipes*) шляпка диаметром до 10 см, иногда с заметным налетом; ножка почти до основания с резким сетчатым рисунком, оливково-желтая; мякоть горькая, мицелий ярко-желтый. Произрастает с дубом. Вид особенно близок к представителям рода болет.

В роде *авреболет* (*Aureoboletus*) лишь один вид — *авреболет красный* (*A. cramesinus*). Гриб мелкий, шляпка клейкая, при высыхании блестящая, розовая или красная, иногда с буроватым или сероватым оттенком; трубчатый слой у одного и того же экземпляра с мелкими или средними по размерам порами, ярко-желтый, с трамой трубочек резко дивергентной; ножка несколько клейкая, желтая, переходящая в розовую; мякоть белая, на изломе не изменяется, иногда несколько кислотная на вкус. Произрастает гриб в широколиственных лесах Европы и Северной Африки; в СССР пока известен лишь на Кавказе (Закавказье). Практического значения как съедобный не имеет из-за редкой встречаемости и малых размеров плодового тела.

Род *филлопор* (*Phylloporus*), по-видимому, содержит один вид, значительно варьирующий в своих признаках, — *филлопор красно-желтый* (*Ph. rhodoxanthus*). Шляпка гриба с волнистым краем, растрескивающаяся, кирпично-красная или с оливковым оттенком; гименофор очень своеобразный по своему строению — промежуточный между губчатым и пластинчатым, иногда более приближается к губчатому, как бы с широкими угловатыми порами, иногда к пластинчатому, с более или менее значительными перемычками между пластинками, нисходящими на ножку, желтый. В настоящее время этот вид систематики относят то к семейству болетовых (*Boletaceae*), как здесь, то к семейству свинуховых (*Raxillaceae*). Обитает он в лиственных и хвойных лесах. Встречается в Европе, Азии (Япония), Северной Америке, в СССР пока известны лишь два его местонахождения — в европейской части (Винницкая область) и на Кавказе (окрестности Хосты).

Подсемейство масленковидные объединяет несколько родов.

Род *масленок* (*Suillus*) содержит около 50 видов, распространен в основном в умеренных областях

северного полушария. Плодовое тело бывает от мелкого до среднего; шляпка обычно слизистая, клейкая; ножка сплошная, с кольцом — остатком пленчатого покрывала, или с бородавочками (зернышки, железки), или с тем и другими, реже без них. Трама трубочек дивергентная. Грибы этого рода — микоризообразователи, произрастают с хвойными породами, исключительно редко с лиственными. Многие из них встречаются часто и обильно, съедобны, довольно высокой пищевой ценности (2-я категория).

Первая группа перечисленных далее видов этого рода характеризуется наличием бородавочек на ножке и тем, что образует микоризу с соснами, реже с другими хвойными породами, но не с лиственными. Произрастая с соснами, большинство видов приурочено к двухвойным соснам (например, к нашей сосне обыкновенной) или к пятихвойным (например, к сибирскому кедру и кедровому стланнику).

Масленок желтый (*S. luteus*, табл. 23). Его шляпка по окраске от бурой до желтой, клейкая; трубчатый слой мелкопористый, лимонно-желтый; ножка с клейким снаружи кольцом. Произрастает обычно с двухвойными соснами, причем с сосной обыкновенной идет к северу до северной границы ее распространения и на юге — до южной. Предпочитает изреженные леса, опушки, обочины дорог и т. д. Циркумполярный вид известен в южном полушарии в культурах той же сосны.

Масленок зернистый (*S. granulatus*) очень похож на предыдущий, но отличается от него отсутствием кольца на ножке. Произрастает с двухвойными соснами и в тех же местах, что предыдущий, но чаще и обильнее бывает на несколько более карбонатных почвах и в условиях более теплого климата. Имеется сообщение, что изредка встречается и с пятихвойными соснами.

Масленок белый (*S. placidus*, табл. 23) весь почти белого цвета; ножка без кольца, обычно с красноватыми или бурыми бородавочками, почти сливающимися в валики. Произрастает с пятихвойными соснами: в Европе (Альпы) — с *Pinus sembra*, на востоке Северной Америки — с *P. strobus*, в Сибири и на Дальнем Востоке — с *P. sibirica*, *P. koraiensis* и *P. pumila*.

Масленок кедровый (*S. plorans*) имеет ножку и трубчатый слой коричнево-желто-оранжевые, поры трубчатого слоя мелкие, диаметром до 1 мм; ножка по всей длине с бородавочками, иногда сливающимися, сначала белыми, потом до бурых и черно-фиолетовых, без кольца, в основании с розовым мицелием; споровая пыль с оливковым оттенком. Произрастает с пятихвойными соснами: в Европе — с *Pinus sembra* и *P. peuce*, в Сибири и на Дальнем Востоке — с сибирским и корейским кедром и с кедровым стлаником. Это наиболее часто встречающийся в Сибири вид масленка вообще.

Масленок сибирский (*S. sibiricus*) несколько сходен с предыдущим, но общая окраска гриба светлее, желтоватая; поры трубчатого слоя диаметром более 1 мм, угловатые; ножка с кольцом и более светлыми бородавочками; споровая пыль бурая. Произрастает в Сибири и на Дальнем Востоке с кедром сибирским и кедровым стлаником; вне СССР отмечен в Европе с *Pinus sembra* и *P. peuce*; как заносный вид известен в культуре сибирского кедра в Эстонии.

Масленок желтоватый (*S. flavidus*) очень сходен с предыдущим грибом, но легко отличается от него слизистым кольцом и образованием микоризы с двухвойными соснами. Произрастает на болотах и сырых участках. Известен в Европе; в СССР — в европейской части, в Западной и Восточной Сибири.

В Северной Америке с пятихвойными соснами, а также у нас на Дальнем Востоке среди зарослей кедрового стланика, произрастает еще целый ряд разных видов маслят. Они более или менее сходны с некоторыми из вышеописанных, но имеют и свои отличительные признаки.

Следующие виды, наоборот, более или менее уклоняются от вышеописанных типичных маслят, вследствие чего большинство их по тем или иным признакам иногда относят даже в другие роды. Для всех них характерно отсутствие бородавочек на ножке. Два первых из отмеченных ниже произрастают с двухвойными соснами, особенно с сосной обыкновенной. Их шляпки в сухую погоду сухие, в сырую — слизистые; кольцо на ножке отсутствует.

Масленок желто-бурый (*S. variegatus*, табл. 23) походит на моховик, за что его чаще называют *желто-бурым моховиком*. Трубчатый слой у него среднепористый, зеленовато-табачно-желтый или оливковый; мякоть желтоватая, на изломе синее. Произрастает в сосновых лесах, на песчаных почвах, часто в очень больших количествах. Известен в Европе; в СССР — в европейской части, в Сибири и на Кавказе, доходя к северу до предела сосновых лесов, а также в горных лесах Сибири и Кавказа. Съедобен (3-я категория).

Козляк (*S. bovinus*, табл. 24). Плодовое тело мелкое до среднего, с таким же по окраске трубчатым слоем, как у предыдущего вида, но с широкими, неровными, иногда радиально расположенными порами; мякоть краснеющая на изломе. Распространен в Европе, в Северной Африке; в СССР — в европейской части, на Кавказе, реже в Сибири. В пищевом отношении гриб неценен (4-я категория).

Грибы следующих четырех видов растут с лиственными, образуют только с ней одной микоризу. Наиболее распространенным и часто встречающимся среди них, даже за пределами естественного ареала этой древесной породы (в культурах), является *масленок лиственничный* (*S. grevillei*, табл. 23). Шляпка от ярко-желтой до коричнево-

бурой; трубчатый слой нисходящий на ножку с узкими порами; ножка с кольцом.

Масленок серый (*S. aeruginascens*) имеет плодовое тело беловатое или сероватое. Гриб с таким же огромным ареалом, как и у предыдущего вида, соответствующим ареалу лиственницы.

Масленок рыже-красный (*S. tridentius*) с оранжевым трубчатым слоем. Известен в Европе, особенно в Альпах; в СССР — в Западной Сибири (Алтай). Встречается очень редко.

Масленок примечательный (*S. spectabilis*). Шляпка широкая, мясистая, чешуйчатая, от края к середине клейкая, со сдирающейся кожицей; ножка сравнительно короткая, с кольцом, клейким с внутренней стороны. Распространен в Северной Америке и в СССР, где известен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Надо отметить и еще два вида, которые разными авторами относятся то к роду масленок, то к роду моховик или даже образуют самостоятельный род *Chalcipogus*. Эти два вида произрастают первый с хвойными и лиственными древесными породами, а второй — только с лиственными. Они хорошо отличаются от всех других и по окраске губчатого слоя — медно-красной у первого и карминно-красной у второго, а также по желтому мицелию в основании ножки, по клейкой поверхности шляпки после дождя и регулярной траме трубочек гименофора.

Перечный гриб (*S. piperatus*, табл. 24). Мякоть острожгучего перечного вкуса; споры эллипсоидные. Несъедобен. Произрастает обычно одиночно в хвойных, реже в лиственных лесах. Распространен в Европе, Северной Америке, Азии (Япония); в СССР — в европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Масленок рубиновый (*S. rubinus*). Ножка сверху карминно-красная, внизу желтая; споры почти шаровидные. Произрастает в дубовых лесах, встречается очень редко. Известен в Европе; в СССР отмечен лишь однажды на Кавказе — в Армении.

Род *болетин* (*Boletinus*) объединяет около 15 видов, произрастающих главным образом в СССР (Сибирь, Дальний Восток), а также в США и Канаде. Он очень близок к роду масленок (*Suillus*), так что некоторые авторы объединяют их в один род. Основные признаки: сухая, неклеякая шляпка; губчатый слой «болетиноидный», т. е. трубочки расположены более или менее радиально и обычно с очень крупными порами; ножка полая, реже сплошная, без бородавочек; мякоть несколько более плотноватая, чем у маслят. Образуют микоризу с лиственницей или с пятихвойными соснами (кедрами), притом очень «верны» этим древесным породам, иногда появляясь в их культурах очень далеко от естественного ареала. Как съедобные обычно не используются из-за невысоких пищевых качеств.

Наиболее распространенный, циркумполярный

вид этого рода — *болетин полоножковый* (*Boletinus cavipes*, табл. 24). Шляпка коричнево-бурая или желтоватая; ножка полая. Произрастает с лиственницей.

Болетин азиатский (*B. asiaticus*, табл. 24) по форме сходен с предыдущим, но с пурпурно-красной шляпкой и красной ножкой ниже кольца, а выше кольца ножка и трубчатый слой желтые. Произрастает с лиственницей. Распространен только в азиатской части СССР — в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Амурская область), а также на Южном Урале; в культурах лиственницы сибирской встречен в Европе (Финляндия).

Болетин болотный (*B. paluster*) по внешнему облику, пурпурно-красной окраске похож на предыдущий, но ножка у него не полая, а плотная и кольца на ножке обычно не образуются (остатки покрывала бывают видны по краю шляпки). Этот гриб встречается в лиственничниках Северной Америки и Азии; в СССР очень широко распространен в Западной и Восточной Сибири, а также на Дальнем Востоке. К северу встречается до границы леса и тундры. В культурных насаждениях лиственницы известен в европейской части СССР (Ленинградская и Вологодская области).

Болетин лиственничный (*B. lariceti*) чаще относят к особому роду *псилоболетин* (*Psiloboletinus*). Шляпка гриба широкая, войлочная, грязно-бурая; губчатый слой нисходит на ножку, он с крупными порами, местами по краю шляпки переходит в пластинчатый. Ножка без кольца и вообще без покрывала; мякоть синее на изломе. Произрастает гриб только с лиственницей. Известен только на территории СССР, найден в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, особенно часто и обильно — на Сахалине; здесь его считают съедобным и заготавливают.

Относящийся к подсемейству гиропоровидных род *гиропор* (*Gyrodorus*) содержит 9 видов. Шляпка гиропора войлочная, ее губчатый слой с мелкими и средней ширины порами, белый, слегка розовато- или соломенно-желтый; ножка у взрослых грибов полая, чаще с несколькими полостями. Встречается гиропор в умеренной и тропической зонах. Эти грибы съедобны, хотя и невысокого пищевого качества.

Синяк (*G. cyanescens*) отличается сухой шляпкой. Его бледно-желтая ножка довольно толстая, без кольца и одноцветна со шляпкой. Мякоть белая, резко синее на изломе. Растет гриб в лесах, на луговинах, обычно на песчаной почве. Встречается редко в Европе, Северной Америке; в СССР — в европейской части, на Кавказе, Дальнем Востоке.

Каштановик (*G. castaneus*) имеет шляпку выпуклую, потом уплощенную, тонковойлочную, коричневую или каштаново-бурую; губчатый слой мелкопористый, белый или беловатый (табл. 24). Ножка довольно ровная, одноцветная со шляпкой, без кольца. Мякоть плотноватая, белая, не

изменяющаяся на изломе. Растет в хвойных и лиственных (чаще широколиственных) лесах. Известен в Европе, Азии (Японии), Северной Америке; в СССР — чаще в южной половине европейской части, его иногда находят в Поволжье, Ленинградской и Московской областях, а также на Кавказе и Дальнем Востоке.

Подсемейство гиродоновидных представлено родом *гиродон* (*Gyrodon*). На территории Западной Европы и СССР распространен только один вид — *подольшаник* (*G. lividus*, табл. 24). Шляпка неравновогнистая, к краю тонкомясистая, сухая, в сырую погоду клейкая, желтовато-коричневая; губчатый слой нетолстый, сначала с лабиринтовыми, потом с неровными широкими угловатыми порами, желтоватый; ножка ровная, одноцветна со шляпкой; мякоть в шляпке мясистая, в ножке плотноватая, волокнистая, желтоватая; споры округлые, в массе охристо-коричневые. Произрастает подольшаник в ольшаниках и образует микоризу с ольхой. Распространен он только в Европе. Встречается редко. Съедобен, но невысокой ценности.

В Северной Америке и СССР (Дальний Восток) встречается еще один вид этого рода — *гиродон мерулиевидный* (*G. merulioides*), образующий микоризу с ясенем.

СЕМЕЙСТВО СВИНУХОВЫЕ (PAXILLACEAE)

Это грибы с крупными мясистыми плодовыми телами, разделенными на ножку и шляпку. Шляпка центрическая или эксцентрическая. Пластинки желтовато-буроватые или оранжевые, соединены многими анастомозами или многократно разветвленные, нисходящие. Споровый порошок от белого до охряного. К семейству принадлежат 4 рода, из них мы отметим *свинушку* (*Paxillus*) и *гигрофоропсис* (*Hygrophoropsis*).

Представители семейства свинуховых встречаются чаще всего на территории СССР в средней полосе европейской части, в Прибалтике, Белоруссии, на Дальнем Востоке. Кроме того, свинуховые растут в Западной Европе, в Северной Америке, в Восточной Азии и на других материках.

Род *свинушка* (*Paxillus*) объединяет грибы с плодовыми телами, состоящими из ножки и шляпки. У некоторых грибов ножка редуцирована и шляпка сидячая непосредственно на субстрате. Ножка центральная или эксцентрическая. Пластинки нисходящие, у ножки анастомозирующие, легко отделяющиеся от шляпки. Край часто, особенно у молодых плодовых тел, завернутый. Споры гладкие, коричневые, охряные или грязно-желтые.

Свинушки — сапротрофы, развивающиеся на почве или древесине.

Свинушка толстая (*Paxillus atrotomentosus*) отличается выпуклой, толстой, языковидной, ржаво-бурой шляпкой, диаметром около 30 см. Часто

шляпка боковая. Край завернутый вниз. Мякоть суховатая, светлая, темнеющая. Пластинки нисходящие, желтые, разветвленные и соединяющиеся при основании. Гриб принадлежит к малоизвестным съедобным грибам; низкокачественный (4-я категория, табл. 27).

Встречается гриб на пнях сосны, около них, также на стволах сосны.

Свинушка тонкая (*P. involutus*, табл. 27) имеет шляпку сначала выпуклую, потом плоскую, в центре воронковидную, вдавленную, диаметром 5—20 см, сухую, слабовойлочную. Край характерно загнутый вниз, желтовато-буроватый. Мякоть желтоватая, мягкая, с мягким вкусом и запахом.

Когда-то считали гриб съедобным, но теперь он признан ядовитым. В плодовых телах свинушки тонкой найден антиген, который при попадании в организм человека вызывает образование антител в крови. В результате накопления этих веществ изменяется состав крови, что опасно для жизни человека. Также отмечается, что этот вид грибов накапливает тяжелые металлы.

Встречается в разнообразных лесах на различных почвах (главным образом на свежих и влажных), особенно в изреженных мелколиственных и березовых лесах и на их опушках. Иногда растет на муравьиных кучах и у оснований стволов.

У грибов рода *гигрофоропсис* (*Hygrophoropsis*) шляпка воронковидная, край молодых плодовых тел завернутый. Пластинки тонкие, вильчато-разделенные.

Лисичка ложная (*Hygrophoropsis aurantiaca*) имеет шляпку плоско-выпуклую или слегка вдавленную в центре, диаметром 3—8 см, с завернутым краем, оранжево-охристо-желтую. Мякоть желтая, с розоватым оттенком. Пластинки темно-оранжевые, толстые (табл. 27).

Гриб съедобен (4-я категория), используется свежим. Раньше был ошибочно выделен как ядовитый.

Ложная лисичка часто встречается в сосновых лесах, главным образом на открытых местах, иногда на гнилых сосновых бревнах и около пней. С августа по октябрь.

СЕМЕЙСТВО МОКРУХОВЫЕ (GOMPHIDIACEAE)

У представителей этого семейства плодовые тела мясистые крупные или средней величины, покрытые слизью. Шляпка беловатая или серая, связана с ножкой слизисто-паутинистым частным покрывалом, образующим на ножке слизистое, впоследствии неясное кольцо. Пластинки толстые, тупые, восковидной консистенции, редкие, вильчато-разветвленные, первоначально светлые, сероватые или пурпурно-коричневые, позже чернеющие. Споры темно-бурые, в массе почти черные, веретеновидные, цистиды часто длинные, цилиндрические.

В семействе 2 рода *мокруха* (*Gomphidius*) и *хроо-гомфус* (*Chroogomphus*). Все виды этих родов — микоризообразователи с хвойными деревьями из семейства сосновых. Это и связывает распространение мокруховых с распространением сосновых.

Грибы семейства мокруховых близкородственны представителям семейства болетовых (с. 258).

Мокруховые грибы распространены на севере европейской части СССР, в Алтайском крае. Кроме того, мокруховые встречаются в Западной Европе, Северной Америке.

Мокруха еловая (*Gomphidius glutinosus*, табл. 26) имеет шляпку диаметром в среднем 4—10 см, выпуклую или распростертую, в центре закрученную или слабовдавленную, с завернутым краем. Кожица покрыта слоем слизи, гладкая, темно-коричневая, по краю с фиолетовым оттенком, позже иногда с черными пятнами. Пластинки вначале беловатые, к зрелости пурпурно-коричневые, даже черные. Молодые плодовые тела долго покрыты частным покрывалом, от которого позже образуется слизистое, быстро исчезающее кольцо.

Встречается в хвойных (преимущественно сосновых) лесах в августе — сентябре.

Мокруха еловая — хороший съедобный гриб. Слизистую кожицу при приготовлении необходимо удалять.

Можно использовать в свежем, маринованном и соленом виде.

Мокруха розовая (*G. roseus*) имеет шляпку диаметром 3—5 см, выпуклую, со слизистой кожицей, розовой, позже выцветающей, в середине желтоватой, у старых плодовых тел с черно-коричневыми и черными пятнами, при влажной погоде — слизистой.

Край шляпки у старых плодовых тел развернутый вверх. Шляпка сначала быстро исчезающим частным покрывалом связана с ножкой. Позже от этого покрывала на ножке остается вольвообразное кольцо. Пластинки нисходящие, толстые, редкие.

Встречается в хвойных, преимущественно сосновых лесах, совместно с *козляком* (*Boletus bovinus*). Гриб малоизвестный, но съедобный.

СЕМЕЙСТВО ГИГРОФОРОВЫЕ (HYGROPHORACEAE)

У гигрофоровых грибов шляпка обычно клейкая или слизистая. Пластинки нисходящие, толстые, восковые. Базидии очень длинные, цистид нет. Споры порошок чисто-белый. Плодовые тела ярко окрашенные (табл. 26).

К семейству принадлежат 3 рода. Из них отметим *гигроцибе* (*Hygrosybe*) и *камарофиллус* (*Camarophyllus*).

Представители гигрофоровых обитают в Европе, Азии, Северной Америке и Восточной Азии.

Гигроцибе киноварно-красная (*Hygrosybe miniata*) имеет шляпку вначале колокольчатую, потом распростертую, со сглаженным бугорком, диаметром 1—2 см, огненно- или оранжево-киноварно-красную, сначала с мелкими чешуйками, потом гладкую. Край рубчатый и растрескивающийся. Мякоть тонкая, красная, потом желтеющая. Гриб съедобен, но практического значения не имеет.

Встречается на лугах, травянистых и мшистых местах, по опушкам и полянам, на заболоченных местах в июле — августе.

Камарофиллус белый (*Camarophyllus niveus*). Шляпка сначала колокольчатая, потом уплощенная, с вдавленным центром, диаметром 1—5 см, восковидная, белая, гладкая, без слизи. Мякоть белая, тонкая, вкус и запах приятные.

Гриб принадлежит к малоизвестным съедобным грибам. Из-за малых размеров плодовых тел грибники обычно их не собирают. Встречается на лугах и пастбищах, на травянистых лесных дорогах. Часто в большом количестве.

СЕМЕЙСТВО РЯДОВКОВЫЕ, ИЛИ ТРИХОЛОМОВЫЕ (TRICHOLOMATACEAE)

Это одно из крупных семейств порядка агариковых. Оно объединяет виды с плодовыми телами различных размеров, от очень мелких (роды *Microomphale*, *Cantharellula*) до очень крупных (роды *Leucoraxillus*, *Melanoleuca*). Шляпка у представителей рядовковых чаще правильная, слизистая, по форме разнообразная. Пластинки приросшие, нисходящие. Ножка центральная, редко эксцентрическая (табл. 25—28).

Грибы родов *микроомфале* (*Microomphale*) и *меланолеука* (*Melanoleuca*) растут одиночно, а *говорушки* (*Clitocybe*) образуют группы, или «семейки». У некоторых грибов ножки срастаются в пучки, таковы, например, *осенний*, или *настоящий*, *опенок* (*Armillariella mellea*), *зимний гриб* (*Flammulina velutipes*), *денежка сливающаяся* (*Collybia confluens*) и др. Иногда эти «семейки» растут на лужайках, располагаясь кольцами, образуя так называемые «ведьмины круги». Такие круги в лиственных лесах часто образует *удемансиелла широкопластинковая* (*Oudemansiella platyphylla*) на пастбищах, а на открытых местообитаниях — *луговой опенок* (*Marasmius oreades*).

Встречаются рядовковые в самых разнообразных фитоценозах, на различных субстратах: на почве — из родов *рядовка*, или *трихолома* (*Tricholoma*), *негниючник*, или *марасмиус* (*Marasmius*); на известковых почвах — гриб из рода *свинуха ложная* (*Leucoraxillus*), например *L. candidus*; на подстилке — из рода *говорушка* (*Clitocybe*); на живых и мертвых стволах — из родов *фламмулина* (*Flammulina*), *опенок*

(*Armillariella*), некоторые виды из рода *мицена* (*Mycena*); на сучках, валежнике — некоторые представители родов *омфалина* (*Omphalina*), *мицена*; на головешках — грибы из рода *лиофиллум* (*Lyophyllum*), например *Lyophyllum at-ratum*, на плодовых телах шляпочных грибов представители из рода *денежка*, или *коллибия* (*Collybia*), например *C. cookei*; на сосновых шишках — грибы рода *псевдохиатула*, например *Pseudohiatula esculenta*.

Рядовковые имеют разную сезонную приуроченность. В летне-осенний период встречаются говорушки, денежки, рядовки. Более длинную вегетацию показывают ксилофилы (растущие на древесине). Осенью из них очень обильно плодоносят осенние опята; почти круглый год, особенно в южных странах, плодоносит зимний гриб. Очень короткую вегетацию имеет маленький гриб псевдохиатула съедобная, поселяющийся на шишках и появляющийся чуть ли не из-под снежного покрова. Тем не менее плодоношение рядовковых зависит от многих условий. Появлению плодовых тел осеннего опенка предшествует падение температуры до 10—15 °C и некоторое повышение количества осадков. При таких условиях через 10—15 суток можно ожидать появления плодовых тел. Между тем у грибов рода мицена сезонное развитие совпадает в основном с минимальной температурой воздуха и почвы и в меньшей степени с количеством выпадающих осадков.

Многие представители рядовковых — микоризообразователи, например в роде *рядовка*, или *трихолома*.

Интересны с биологической точки зрения грибы, живущие на грибах (микотилы). К ним относится *денежка* (*Collybia cirrhata*), имеющая мелкие плодовые тела и живущая на крупных плодовых телах различных шляпочных грибов.

Практическое значение рядовковых сводится к тому, что, будучи очень большой группой, они занимают весьма значительное место в растительных сообществах, а некоторые из них обладают полезными съедобными качествами. Многие грибы имеют хозяйственное значение как объекты заготовок сырья для консервной промышленности. Таков *опенок осенний*. К съедобным рядовковым грибам относятся: *зеленушка* (*Tricholoma flavovirens*), *T. columbetta*, *серая рядовка* (*T. portentosum*), *луговой опенок* (*Marasmius oreades*), *говорушка дымчатая* (*Clitocybe nebularis*), *говорушка ворончатая* (*C. gibba*), *денежка обычная*, или *коллибия* (*Collybia dryophila*), *лаковица розовая* (*Laccaria laccata*) и многие другие.

Кроме съедобных известны и ядовитые грибы. К ним относятся говорушка *Clitocybe cerussata*, растущая преимущественно в хвойных лесах большими группами; говорушка *C. dealbata*,

растущая на пастбищах, лугах, полях, в различных лесах; рядовка *Tricholoma sulphureum*, растущая в лиственных лесах, и *T. virgatum*, растущая как в лиственных, так и в хвойных лесах.

Представители рядовковых иногда поселяются на подстилке, состоящей из растительных остатков (главным образом из продуктов опада древесных пород — листьев, хвои, веточек, слущившихся кусочков коры).

Полезное свойство рядовковых — это содержание в их плодовых телах физиологически активных соединений, которые могут быть полезными как продуценты ростовых и антибиотических веществ. К таким грибам относятся говорушка ворончатая, говорушка дымчатая, денежка обычная, *рядовка земляная* (*Tricholoma terreum*), *лаковица розовая* (*Laccaria laccata*).

Основные роды семейства — рядовка, говорушка, марасмиус, денежка. Распространены они, в основном, во всех флористических областях СССР.

Род *рядовка*, или *трихолома* (*Tricholoma*), типовой для семейства *рядовковых*. Грибы, относящиеся к этому роду, имеют полушаровидную, выпуклую, позже распростертую с завернутым или волнистым и отогнутым наружу краем шляпку. Рядовки растут на почве. Многие из них — микоризообразователи.

Из съедобных рядовок интерес представляет *зеленушка* (*T. flavovirens*). Растет чаще группами, обычно в сухих сосновых лесах, на песчаных почвах. На открытой почве сосновых боров группы зеленушек попадают в тот период, когда другие съедобные грибы уже «отошли».

Шляпка зеленушки диаметром около 12 см, выпуклая, позже распростертая, зеленовато-желтоватая, в центре мелкочешуйчатая, растрескивающаяся. К шляпке зеленушки обычно пристает песок, который трудно с нее удалить. Пластинки приросшие, широкие, частые, серно-желтые. Ножка длиной 4—5 см и толщиной 1,5—2 см, серно-желтая, с мелкими чешуйками. Мякоть белая. Запах слабый, мучной.

Зеленушка от всех пластинчатых грибов отличается тем, что сохраняет зеленый цвет даже в тарелке супа.

Широкое распространение в Советском Союзе имеет также *рядовка серая* (*T. portentosum*), встречающаяся в хвойных и смешанных лесах. Серая рядовка — съедобный гриб. Шляпка ее бывает диаметром 10—12 см, плоско-выпуклая, позже распростертая, с тупым бугорком, слабо-клейкая, серовато-бурая, в центре темнее, покрытая темными волокнами. Пластинки приросшие зубцом или свободные, широкие, редкие, желтоватые. Ножка длиной 10—15 см, ровная, белая, иногда с желтоватым оттенком. Мякоть плодового тела белая. Вкус сладкий.

Родовое название другого распространенного гриба — *опенок* (*Armillariella*) происходит от слова *Armill* — браслет, что указывает на наличие кольца на ножке. Представитель этого рода — *опенок осенний* (*Armillariella mellea*) — широко распространен в СССР.

Опенки осенний, или настоящий, растет большими группами в разнообразных лесах, садах, на живых деревьях, пнях, корнях, буреломе. Часто он является опасным паразитом, вызывает белую гниль древесины. Он поражает около 200 видов высших растений. Грибница его в виде темно-коричневых, почти черных шнуров (ризоморф) проникает через кору дерева и поражает наиболее важный для него камбиальный слой клеток, расположенный между корой и древесиной.

Дерево сопротивляется заражению, выделяя защитные вещества, но обычно это только замедляет, но не останавливает губительного процесса: грибница опенки выделяет токсины, отравляющие деревья. Опенок губит молодое дерево за 1—3 года, старое — за 10 лет, однако если даже дерево не гибнет сразу, то его рост замедляется, хвоя бледнеет, часть ее опадает.

Опенки могут жить и как сапротрофы на валежнике и пнях. В этом случае наблюдается интересное явление — свечение заселенных опенками пней. В темные ночи можно наблюдать на пнях пятна белого немерцающего фосфорического света. Это светятся концы ризоморф.

Много опят появляется в смешанных хвойно-лиственных лесах. Рост их у основания погибших деревьев лиственных пород начинается на 2—3-й год после пожара. В засушливое, жаркое время опята часто появляются в лесу на сухих стволах берез, на высоте 2—3 м над землей.

Осенний опенок является хорошим съедобным грибом. По многочисленности плодовых тел он превосходит все съедобные шляпочные грибы. Используют его в пищу соленым, маринованным и жареным. Кроме вкусовых качеств, опята, как и другие съедобные шляпочные грибы, содержат много ценных для организма человека минеральных веществ (например, цинк и медь). Достаточно съесть блюдо из 100 г опят, чтобы полностью удовлетворить суточную потребность организма в этих веществах, которые играют важную роль при образовании крови.

Шляпка опенки диаметром 4—12 см, выпуклая, с завернутым краем, позже распростертая с маленьким бугорком, бледно-бурая, коричневая, покрытая многочисленными бурыми чешуйками. Пластинки нисходящие белые или темно-палевые. Ножка длиной 7—10 см и толщиной 1—1,5 см, к основанию утолщающаяся, одноцветная со шляпкой, мелкочешуйчатая. На ножке находится белое сохраняющееся кольцо. Мякоть беловатая, с приятным запахом и кисловато-вяжущим вкусом.

Представители рода *негниючник*, или *марасмиус* (*Marasmius*) растут в лесах и на открытых местах (табл. 26, 28). Шляпка распростертая, колокольчатая, с бугорком.

Грибы этого рода способны разрушать наиболее стойкие компоненты опавших листьев и хвои — целлюлозу и лигнин. Под влиянием некоторых из них происходит разложение лигнина и целлюлозы в листьях бука до 70—80%.

Распространенный в СССР *опенок луговой*, или *негниючник* (*Marasmius oreades*), растет одиночно или большими группами на лесных полянах, пастбищах, по опушкам леса, в оврагах и канавах, среди травы, на суходольных лугах и полевых рубежах. Часто образует «ведьмины круги».

Интересно, что мицелий лугового опенки настолько обильно развивается в почве, что иссушает почву, и в результате в кольце можно наблюдать следующее: по обе стороны кольца плодовых тел имеются круги более пышно развитой и сочной растительности, а в центре трава высохшая. Это мицелий лугового опенки подавляет рост растений. Шляпка лугового опенки диаметром 2—3 см, распростертая, с тупым бугорком, гигрофанная, охристо-бурая. Пластинки редкие, палевые. Ножка тоненькая, палевая. Мякоть бледно-желтая. Опенок — вкусный съедобный гриб.

На лесной подстилке, почве и пнях поселяется другой съедобный гриб этого рода — *чесночник*, или *марасмиус чесночный* (*Marasmius scorodoni*). Растет это гриб в сравнительно сухих местах, существуя в основном за счет мертвых частей растений. Встречается он в хвойных и лиственных лесах, на опушках и в молодых зарослях, на глинистой и песчаной почве. Шляпка чесночника маленькая, диаметром 1—3 см, выпуклая, позже распростертая, бледно-желто-буроватая, позже палевая. Пластинки приросшие, частые, белые. Ножка тонкая, трубчатая, хрящеватая, блестящая, красно-бурая. Для чесночника характерен резкий чесночный запах. Накануне дождя острый запах чеснока в лесу дает грибнику знать, где таятся скопища этих грибов, которые можно употреблять в качестве приправы вместо чеснока.

Многочислен по видовому составу род *денежка*, или *коллибия* (*Collybia*), родовое название которого происходит от слова *collybos*, означающее «монета», т. е. подчеркивающее сходство шляпки с монетой. Шляпка коллибии выпуклая, позже распростертая. Растет гриб на земле, валежнике, пнях, подстилке. Некоторые из этих грибов съедобны.

Обильно и часто в лиственных лесах встречается *денежка сливающаяся* (*Collybia confluens*). Плодовые тела его маленькие, растут группами, ножки срастаются пучками. Шляпка плодового тела диаметром 2—4 см, выпукло-

ром в развитии мицелий является моховый покров, создающий микроклиматические условия, благоприятствующие развитию мицелия. Наибольшее количество видов приурочено к опадку лиственных пород.

На гнилушках, сосновых пнях и почти разложившейся хвое поселяется *мицена щелочная* (*Muscena alcalina*), встречающаяся во всех зонах СССР. Время появления этого гриба совпадает с установившейся теплой погодой и достаточным запасом почвенной влаги. При благоприятных условиях характерно очень обильное плодоношение. Шляпка плодового тела мицены щелочной диаметром 2—5 см, колокольчатая, пепельно-серая, ровная, одноцветная со шляпкой. Мякоть белая, с запахом хлора.

На пнях и гнилой древесине растет и другой гриб рода мицена — *мицена кровяноножковая* (*M. haematorus*). Шляпка диаметром 4—5 см, колокольчатая, с неровным зубчатым полосатым краем, серо-бурая, в центре желтовато-коричневая. Пластинки приросшие. Ножка тонкая, серовато-фиолетовая, в основании волосистая. Ножка при надломе выделяет красный млечный сок.

В семейство рядовковых входит также малочисленный род *лаковица* (*Laccaria*). Грибы этого рода растут на подстилке, почве и валежнике. Среди лаковиц есть и съедобные виды.

Наиболее распространенный вид этого рода — *лаковица розовая* (*Laccaria laccata*). Это космополитный вид, встречающийся повсюду: в различных лесах, на лугах, на почве. Это небольшой гриб, дающий нормально развитые плодовые тела при освещении не менее 1/50. Шляпка плодового тела диаметром до 5 см, выпуклая, в центре с впадиной, неправильно округлая, с гигрофанным краем, мелкочешуйчатая или шероховатая, розово-мясная или желто-рыжевато-розовая, позже белесая. Пластинки приросшие или слабонисходящие, толстые, широкие, восковидные, одноцветные, со шляпкой, с белым мучнистым налетом. Ножка тонкая, ровная, одноцветная со шляпкой, просвечивающаяся. Вкус сладковатый. Гриб съедобный. Нередко одновременно с этой лаковицей встречается другая вариация лаковицы розовой, отличающаяся аметистовой или фиолетовой окраской и называемая лаковицей аметистовой.

Другой, также небольшой, но часто встречающийся род рядовковых — *фламмулина* (*Flammulina*). Шляпка округло-выпуклая, слизистая. Пластинки приросшие. Ножка плотная. Фламмулина поселяется на древесине, содержащей не менее 50—80% воды.

Типичным и распространенным съедобным грибом этого рода является *зимний гриб* (*Flammulina velutipes*), растущий большими группами на валежных стволах различных лиственных пород, а также на живых деревьях, приводя их к гибели. Этот гриб называют также опенком зимним, ибо он плодоносит почти круглый год, особенно в юж-

В лесах часто встречаются представители рода *говорушка* (*Clitocybe*). Шляпка правильная, редко эксцентрическая или неправильная. Для этих грибов характерен специфический вкус и запах (реже он как у аниса). Растут говорушки на почве, подстилке в различных фитоценозах. В жизни леса эти грибы играют очень большую роль. Они наряду с другими подстилочными сапротрофами (миценами, денежками, грибами с мелкими плодовыми телами) участвуют в разложении подстилки и в процессах гумусообразования, т. е. обогащают почву питательными веществами. Обильно развиваясь на подстилке, они очень часто образуют аспекты и придают лесу особенную красоту. Среди говорушек есть съедобные и ядовитые. Одним из самых распространенных видов является съедобный гриб *говорушка ворончатая* (*Clitocybe gibba*), растущая большими группами в различных лесонасаждениях (табл. 28). Шляпка у говорушки ворончатой вначале распростертая, с выступающим горбиком, позже глубоко-воронковидная, с тонким неровным завернутым вниз краем, буровато-палевая. Ножка войлочная, белая.

Другой съедобный гриб — *говорушка дымчатая* (*C. nebularis*), растущая на подстилке повсюду в лесах и садах. Шляпка говорушки дымчатой диаметром 7—10 см, выпуклая, серая с бурым оттенком, часто с белым налетом. Пластинки слабонисходящие, в середине расширенные, частые, белые. Ножка длиной 10—12 см и толщиной 2—3 см, к основанию утолщающаяся, с мучнистым налетом, светлее шляпки. Мякоть белая, запах ее мучной.

В лиственных и хвойных лесах на подстилке встречается съедобный гриб *говорушка пахучая* (*C. odora*). Шляпка ее распростертая, диаметром до 6—7 см, в центре с выступающим бугорком, голубовато-зеленоватая. Ножка ровная, одноцветная, со шляпкой. Мякоть бледно-серая. Гриб имеет специфический запах аниса.

В семейство рядовковых входит также род *мицена* (*Muscena*). Плодовые тела этого гриба мелкие. Растет мицена одиночно или группами, на древесине и подстилке в различных фитоценозах (табл. 28).

Представители рода мицена — сапротрофы, но известны и полупаразиты. Очень важным факто-

ром в развитии мицелий является моховый покров, создающий микроклиматические условия, благоприятствующие развитию мицелия. Наибольшее количество видов приурочено к опадку лиственных пород.

На гнилушках, сосновых пнях и почти разложившейся хвое поселяется *мицена щелочная* (*Muscena alcalina*), встречающаяся во всех зонах СССР. Время появления этого гриба совпадает с установившейся теплой погодой и достаточным запасом почвенной влаги. При благоприятных условиях характерно очень обильное плодоношение. Шляпка плодового тела мицены щелочной диаметром 2—5 см, колокольчатая, пепельно-серая, ровная, одноцветная со шляпкой. Мякоть белая, с запахом хлора.

На пнях и гнилой древесине растет и другой гриб рода мицена — *мицена кровяноножковая* (*M. haematorus*). Шляпка диаметром 4—5 см, колокольчатая, с неровным зубчатым полосатым краем, серо-бурая, в центре желтовато-коричневая. Пластинки приросшие. Ножка тонкая, серовато-фиолетовая, в основании волосистая. Ножка при надломе выделяет красный млечный сок.

В семейство рядовковых входит также малочисленный род *лаковица* (*Laccaria*). Грибы этого рода растут на подстилке, почве и валежнике. Среди лаковиц есть и съедобные виды.

Наиболее распространенный вид этого рода — *лаковица розовая* (*Laccaria laccata*). Это космополитный вид, встречающийся повсюду: в различных лесах, на лугах, на почве. Это небольшой гриб, дающий нормально развитые плодовые тела при освещении не менее 1/50. Шляпка плодового тела диаметром до 5 см, выпуклая, в центре с впадиной, неправильно округлая, с гигрофанным краем, мелкочешуйчатая или шероховатая, розово-мясная или желто-рыжевато-розовая, позже белесая. Пластинки приросшие или слабонисходящие, толстые, широкие, восковидные, одноцветные, со шляпкой, с белым мучнистым налетом. Ножка тонкая, ровная, одноцветная со шляпкой, просвечивающаяся. Вкус сладковатый. Гриб съедобный. Нередко одновременно с этой лаковицей встречается другая вариация лаковицы розовой, отличающаяся аметистовой или фиолетовой окраской и называемая лаковицей аметистовой.

Другой, также небольшой, но часто встречающийся род рядовковых — *фламмулина* (*Flammulina*). Шляпка округло-выпуклая, слизистая. Пластинки приросшие. Ножка плотная. Фламмулина поселяется на древесине, содержащей не менее 50—80% воды.

Типичным и распространенным съедобным грибом этого рода является *зимний гриб* (*Flammulina velutipes*), растущий большими группами на валежных стволах различных лиственных пород, а также на живых деревьях, приводя их к гибели. Этот гриб называют также опенком зимним, ибо он плодоносит почти круглый год, особенно в юж-

ных странах. Шляпка его плодового тела обычно диаметром 3—8 см, округло-выпуклая, слизистая, желтоватая, кремовая, гладкая. Ножка цилиндрическая, плотная, в верхней части желтоватая, к основанию коричневая до черной, волосисто-бархатистая. Мякоть водянистая, белая или желтоватая.

На валежнике, пнях, живых деревьях и лесной подстилке в южных районах весьма обычно встречаются грибы рода *удемансиелла* (*Oudemansiella*).

Удемансиелла слизистая (*Oudemansiella mucida*) растет одиночно или сростается ножками по два, три плодовых тела в широколиственных лесах на древесине. Шляпка гриба выпукло-распростертая, слизистая, белая, в центре бледно-буроватая. Пластинки редкие, широкие, белые. Ножка ровная. Кольцо белое, сохраняющееся (табл. 28).

Удемансиелла широкопластинковая (*O. platyphylla*) — почвенный сапротроф, нередко образует «ведьмины круги» и встречается на гнилой древесине. Плодовое тело удемансиеллы широкопластинковой образуется на плотных, разветвленных, длинных, мицелиальных тяжах, распространяющихся в почве. Шляпка плодового тела различной величины, диаметром 6—20 см, сводчато-выпуклая, позже распростертая, с широким расползавшимся бугорком, ломкая, гигрофанная, сероватая. Пластинки приросшие, позже свободные, очень широкие, толстые, частые, ломкие, белые. Ножка ровная, фиброзная, вверху мучнистая, в основании с длинными мицелиальными тяжами (табл. 28).

В лесах на древесине, почве, в обгорелых местах и на головешках поселяются грибы рода *лиофиллум* (*Lyophyllum*). Их плодовые тела мясистые, белые, серые, голубоватые, коричневатые. Шляпка неправильная, воронковидная, плоско-притупленная или горбовидная, с лопастным краем. Пластинки приросшие, от давления синеют, краснеют, позже чернеют. Ножка ровная или к основанию утолщающаяся, иногда эксцентрическая, хрящеватая, гладкая или хлопьевидно-мучнистая. Споры ромбовидные, почти шаровидные, широкоэллипсоидные, бесцветные.

Распространенный вид этого рода — *лиофиллум скученный* (*Lyophyllum decastes*) вполне съедобен, но население его не собирает. Гриб растет в разнообразных лесонасаждениях группами, иногда сростаясь основаниями ножек. Плодовое тело крупное. Шляпка диаметром 10—20 см, плоскопритупленная или горбовидная, гладкая, с волокнисто-лопастным краем, ломкая, грязно-белая, серая. Пластинки широкие, белые. Ножка ровная, иногда в основании утолщенная, вверху хлопьевидно-мучнистая, волокнистая, белая.

Вешенка ильмовая, или *лиофиллум ильмовый* (*L. ulmarium*), растет на гнилой древесине и живых деревьях. Гриб съедобен. Шляпка диаметром 10—20 см, неправильно округлая, растрес-

кивающаяся, охряная, буроватая, с водянистыми пятнами. Пластинки приросшие, частые, белые.

В лесу на подстилке и открытых местообитаниях нередко также ложные свинухи (род *Leucoraxillus*). Плодовые тела ложных свинух характеризуются мясистостью и плотностью.

На лесных полянах в европейской части СССР и на Кавказе можно встретить *свинуху гигантскую* (*Leucoraxillus giganteus*). У этого крупного гриба шляпка диаметром 10—30 см, слабо воронковидная, по краю лопастно-волнистая, бело-палевая. Пластинки белые, позже кремовые. Ножка одноцветная со шляпкой.

У представителей рода *меланолеука* (*Melanoleuca*) плодовые тела мясистые и гигрофанные. Шляпки белые, охряные или серые, коричневые до черноты. Эти грибы растут в лесах, садах, на лугах.

Хороший съедобный гриб — *меланолеука черная* (*Melanoleuca melanoleuca*). Шляпка гриба черновато-белая, диаметром 4—10 см, распростертая, с бугорком, коричнево-серая, позднее выцветающая, водянистая, влажная, гладкая. Пластинки приросшие, в середине расширяющиеся, белые. Ножка тонкая, к основанию утолщающаяся, белая с черными волосками. Мякоть рыхлая, вначале белая, потом темнеющая.

В лиственных и сосновых лесах на подстилке и гнилушках нередко грибы с мелкими плодовыми телами, относящиеся к роду *омфалина* (*Omphalina*). Они растут на почве, подстилке и валежнике.

Распространенный вид этого рода — *омфалина пустошная* (*Omphalina ericetorum*). Шляпка ее диаметром 2—3 см, вдавленная, гигрофанная, охристая. Пластинки узкие, частые, цвета шляпки. Ножка длиной 1,5—2 см, одноцветная со шляпкой. Растет гриб на подстилке и валежнике, на гнилой древесине и почве.

СЕМЕЙСТВО АМАНИТОВЫЕ (AMANITACEAE)

В семейство аманитовых объединены грибы, у которых плодовые тела имеют хорошо развитую центральную ножку, свободные пластинки, белый или розовый споровый порошок. В основании ножки у большинства родов семейства есть свободная или приросшая вольва (влагалище), а у рода *лимацелла* (*Limacella*) — слизистое покрывало.

Среди грибов семейства аманитовых есть микоризообразователи (аманита, аманитопсис); сапротрофы, живущие на лесной подстилке, мертвой древесине, почве (вольвариелла, плутей).

В семействе аманитовых известны как смертельно ядовитые (поганка бледная, мухоморы весенний и вонючий), так и съедобные грибы (например, гриб кесарев, плутей олений).

Род *аманита* (*Amanita*) объединяет виды крупных грибов с центральной ножкой, со шляпкой, окрашенной в разные цвета, чаще в различные

оттенки белого, красного и зеленого цвета (табл. 29). Покрывало общее, у многих частное. В начальной фазе развития плодового тела гриба общее покрывало окутывает его полностью. Затем по мере роста покрывало разрывается, верхняя его часть часто остается на шляпке в виде хлопьевидных остатков, чешуй, прижатых к шляпке или приподнимающихся над ней и тогда напоминающих прыщи. Нижняя часть общего покрывала образует вольву, или влагалище, находящуюся в основании ножки, имеющей вид клубневидного вздутия. Влагалище может быть свободным или приросшим к основанию ножки, иногда имеет вид хорошо заметных колец.

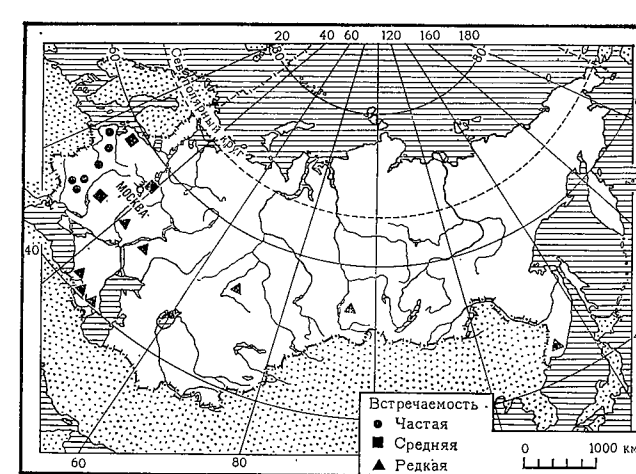
Частное покрывало после разрыва остается на ножке в форме манжетки, воротничка (кольца), гладкого или заметно полосатого. У некоторых видов кольцо отсутствует, но на ножке остаются более или менее крупные чешуи.

Пластинки у грибов из рода *аманита* белые или слегка желтоватые, но никогда не бывают розовые или коричневые. Споры бесцветные, в массе белые.

В роде *аманита* известны не только ядовитые, но и съедобные грибы. Хорошими пищевыми качествами обладает цезарский гриб, распространенный в некоторых районах Закавказья и в Карпатах. На Дальнем Востоке съедобен дальневосточный цезарский гриб, а в средней полосе СССР — розовый мухомор и различные разновидности поплавок. Смертельно ядовиты поганки бледная и белая (мухоморы весенний и вонючий), не имеющие себе равных в этом отношении. Остальные виды *аманит* содержат ряд физиологически активных веществ — токсинов, галлюциногенов и т. п. В Советском Союзе встречается около 30 представителей рода *аманита*. Все грибы этого рода образуют микоризу с различными древесными породами.

Ядовитые грибы рода Аманита (*Amanita*)

Поганка бледная (*Amanita phalloides*) имеет шляпку разных оттенков зеленого цвета, от бледно-зеленого до оливкового, несколько более темную в центре, шелковистую. Край шляпки гладкий, остатки общего покрывала редко остаются на ней, форма ее колокольчатая, затем распростертая, диаметром 5—10 см, редко шире. Пластинки свободные, широкие. Споры с каплями масла. Ножка белая, в основании расширенная в виде клубня, влагалище чашевидное, свободное, лопастное, широкое, белое, редко слегка желтоватое или зеленоватое. Кольцо снаружи чаще слегка полосатое, белое, изнутри слабо окрашенное (табл. 29). У похожего на бледную поганку мухомора поганковидного влагалище, приросшее к ножке, на шляпке почти всегда остаются следы общего покрывала в виде белых хлопьев. Старые и засохшие грибы бледной поганки имеют неприятный сладковатый запах.



Карта 6. Распространение в СССР бледной поганки.

Растет поганка бледная в лиственных (дубовых, грабовых, березовых, буковых), а также смешанных лесах, особенно с примесью дуба, клена, липы, березы. Встречается на низменности и возвышенности. В Азербайджане, например, этот гриб встречается на Талыше в среднегорном поясе в буково-грабовом лесу с примесью лапыны.

Поганка бледная — влаголюбивый гриб, наиболее обильно развивающийся в годы достаточно влажные или в местах с повышенной влажностью. В Белоруссии бледная поганка чаще растет в сосняках сфагнового типа с примесью березы, в местах, где влажность повышенная. Мало представлен этот гриб в местах относительно засушливых, например в Саратовской области.

В том или ином количестве бледная поганка встречается по всей Европе. Есть она и в Америке. В СССР о ней нет сведений лишь из северных районов, где она, по-видимому, заменяется поганкой белой, или мухомором вонючим. Наиболее обильна бледная поганка в средней полосе СССР, Прибалтике, Центральной Украине. В Винницкой области, например, этот гриб — один из наиболее распространенных видов, иногда появляющийся в массовом количестве. На крайнем юге европейской части СССР бледная поганка встречается относительно редко (карта 6).

В средней полосе поганка бледная обычно появляется в середине, редко в конце августа, иногда даже в июне. Массовое развитие плодовых тел гриба — вторая половина августа — первая половина сентября, единичные грибы встречаются даже в октябре.

Растет бледная поганка чаще группами по несколько плодовых тел, отдельные экземпляры встречаются реже. Часто можно находить целые «плантации» бледной поганки. Например, в 1971 г. в Латвии в хорошо освещенной дубовой роще, среди травы, мы видели целые семьи этого гриба, встречались молодые и старые экземпляры.

Поганка бледная — самый ядовитый гриб. Отравление от него проявляется через 10—12, а иногда через 30 ч после употребления его в пищу, когда спасти человека уже почти невозможно. Большинство отравлений бледной поганкой кончается смертельным исходом. Смертельная доза одного из токсинов этого гриба — фаллоидина — для человека 0,02—0,03 г.

Токсические вещества поганки бледной относятся к полипептидам. У нее известно их несколько: циклопептиды — α - и β -аманитины, фаллоидин, фаллоин и др. В 100 г свежего гриба содержится 10 мг фаллоидина, 8 мг α -аманитина, 5 мг β -аманитина. Интересно, что первые 2 токсина обнаружены также у распространенного в ряде районов Советского Союза гриба — поганки белой, или мухомора вонючего. Эти же токсины известны у грибов двух других видов рода аманита, распространенных в Северной Америке, а также у некоторых грибов из рода галерина (*Galerina*). Представители этого рода встречаются и в Советском Союзе. Однако наличие в них ядовитых полипептидов не изучалось.

Поганка белая (*Amanita virosa*, табл. 29) — крупный гриб. Шляпка его белая, к вершине с легкой желтизной. Форма шляпки колокольчатая, затем распростертая, иногда не раскрывающаяся полностью, диаметром до 12 см, почти всегда без чешуй. Ножка белая, с кольцом под самой шляпкой. На ножке хорошо видны довольно крупные чешуи, делающие ножку шероховатой. Влагалище свободное. Запах неприятный, особенно у немного полежавших грибов.

Поганка белая растет в хвойных и смешанных лесах с примесью тех или иных хвойных пород. На Дальнем Востоке этот гриб характерен для



Рис. 195. Мухомор пантерный (*Amanita pantherina*).

ельово-пихтовых лесов. Вероятно, поганка белая более вынослива к недостаткам влаги, чем бледная поганка. Во всяком случае в очень засушливом 1972 г. этот гриб в лесах Подмосковья (район Звенигорода) местами встречался довольно часто, тогда как бледной поганки там не было вовсе.

В Советском Союзе поганка белая (вонючий мухомор) распространена довольно широко, часто заменяя бледную поганку там, где ее нет. В наших северных лесах этот гриб — основной смертельно ядовитый вид из рода аманита. То же наблюдается в Канаде в провинции Квебек. Кроме северных районов Советского Союза, белая поганка встречается в средней полосе Европейской части и некоторых других местах, но ее нет в Закавказье и Средней Азии. Все же наиболее частая встречаемость этого гриба наблюдается в относительно северных областях Советского Союза.

В европейской части СССР поганка белая появляется несколько раньше, чем бледная поганка: начиная с середины августа, в середине сентября плодовые тела этого гриба встречаются уже редко.

Поганка белая такой же смертельно ядовитый гриб, как и бледная поганка. В ее плодовых телах помимо аманитина содержится также токсин вирозин. В 1 кг свежих плодовых тел содержится 0,25 г вирозина. Смертельная доза (ЛД₅₀) для мышей при подкожном введении 2 мг на 1 кг живой массы, а при внутрибрюшинном введении — 0,1 мг/кг. При этих дозах гипотермия и смерть наступают через 48 ч, а при дозах, в 4 раза больших, — через 4 ч. При этом наблюдается поражение печени, кишечника и других внутренних органов. Наиболее токсичны вольва и мякоть шляпки, меньше токсина в пластинках и ножке плодового тела.

Мухомор весенний (*Amanita verna*) внешне сходен с мухомором вонючим, но несколько меньшего размера, имеет шляпку колокольчатую, ножку гладкую, в отличие от чешуйчатой ножки мухомора вонючего. Растет в июне — сентябре, часто под каштанами. Ареал его — относительно южные районы СССР. Смертельно ядовит.

Мухомор пантерный (*A. pantherina*) отличается шляпкой различных оттенков коричневого цвета (бурой, черно-бурой, желто-бурой и т. д.). На шляпке всегда имеются белые остатки покрывала, край ее полосатый, пластинки белые. Ножка белая с клубнем у основания, кольцо белое, гладкое. Влагалище (вольва) приросшее, окаймляет клубень в виде расположенных кольцами обрывков (рис. 195).

Пантерный мухомор широко распространен в Советском Союзе, в других европейских странах и в Америке. Растет с августа по сентябрь, как в лиственных, так и в хвойных лесах. Гриб ядовит. У него обнаружен алкалоид гиосциамин, близкий по строению к атропину. Интересно, что этот алкалоид встречается в тех или иных коли-

чествах в разных видах пасленовых. Водный экстракт пантерного мухомора обладает инсектицидными свойствами.

Мухомор серый, или порфиновый (*A. porphyria*). Шляпка его имеет диаметр 4—9 см, бурая или серо-бурая, с фиолетовым оттенком. Остатки покрывала на шляпке крупные, белые, скоро исчезающие. Пластинки приросшие, белые. Ножка вся или только ниже кольца бурая либо пурпурно-серая, внизу пушистая. Кольцо сначала белое, а потом чаще одного цвета с ножкой. Клубень в основании круглый, окруженный беловатым или серым сросшимся влагалищем. Споры шаровидные, гладкие, в массе белые.

Этот мухомор встречается обычно в хвойных лесах во многих районах Советского Союза и за рубежом, чаще в виде одиночных грибов. Растет в августе — сентябре, реже в октябре. Он ядовит. Токсичность его обуславливается наличием алкалоида буфотенина, обладающего слабым психотропным действием. Этот токсин считают одним из галлюциногенных начал, имеющих у красного мухомора.

Мухомор поганковидный (*A. pantherina*) имеет шляпку, которая диаметром 5—8 см, лимонно-желтая, бледно-желто-зеленоватая, гладкая, почти всегда с остатками покрывала. Пластинки белые, приросшие. Ножка белая, с такого же цвета гладким кольцом, в основании клубневидно-вздутая. Влагалище плотно приросшее к вздутию ножки в виде узких рубцов, чуть отстающих от ножки сверху. Гриб имеет запах сырого, долго лежавшего в погребе картофеля. Особенно сильно пахнут старые или некоторое время полежавшие сорванные грибы.

Гриб этот не относится к смертельно ядовитым, однако отравление им возможно, так как его ткани содержат токсин буфотенин. Иногда мухомор поганковидный неправильно считают равным по токсичности бледной поганке.

Мухомор поганковидный распространен в Европе и других континентах в разных типах леса. Растет он с середины августа, иногда до конца октября, наиболее обилен в сентябре. В засушливые годы появляется позднее и сравнительно в небольшом количестве. В СССР распространен широко, большей частью весьма обильно, но редок в Закавказье и не найден в Средней Азии (табл. 29).

Мухомор красный (*A. muscaria*). Его шляпка диаметром 8—20 см, красная, оранжево-красная или близких оттенков, сначала клейкая, затем блестящая. Как правило, на шляпке остаются остатки белого покрывала в виде белых хлопьев, редко их на шляпке не бывает, чаще всего в относительно сухие годы. Пластинки и мякоть белые. Споры в массе белые. Ножка белая, кольцо гладкое или слегка полосатое, одного цвета с ножкой, иногда слегка желтоватое. Основание ножки вздутое, покрытое обрывками белого приросшего вла-

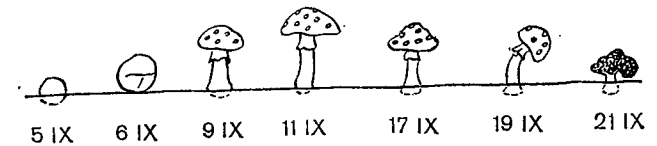


Рис. 196. Продолжительность жизни плодового тела красного мухомора.

галища, часто в виде концентрических колец (табл. 29).

У красного мухомора есть несколько разновидностей, различающихся по окраске шляпки. Разновидность с коричневой шляпкой некоторые микологи выделяют в отдельный вид, называемый мухомор королевский (*A. regalis*). У него на шляпке много белых бородавок, а ножка желтоватого цвета. Распространен королевский мухомор в северных и средних широтах. Иногда его считают лишь разновидностью красного мухомора и называют *A. muscaria* var. *umbrina*, т. е. коричневая вариация красного мухомора.

Споры красного мухомора созревают сразу после отделения кольца (вернее, частного покрывала) от края шляпки. Отделение спор от базидий наиболее обильно на 2—3-и сутки после созревания и продолжается 4—5, иногда 6 суток. Шляпка гриба диаметром 7 см образует около 575 млн. спор. От появления плодового тела красного мухомора над поверхностью почвы до его засыхания проходит около 15 суток (рис. 196).

Мухомор красный широко распространен как на Европейском, так и других континентах. В СССР встречается повсюду, за исключением Армении, Азербайджана, Средней Азии. Растет практически во всех типах лесов, образуя микоризу как с хвойными, так и лиственными породами. В Грузии красный мухомор известен в хвойных и смешанных лесах, начиная с 1200 м над уровнем моря и выше. В чистолиственных лесах не найден.

На большей части территории СССР мухомор красный появляется обычно в июле — августе. Массовое его развитие бывает с конца августа до первой половины сентября. В засушливые годы (например, 1972 г.) появление и массовое развитие красного мухомора сдвигается на более поздний срок. Единичные экземпляры этого гриба можно находить вплоть до середины октября. В более южных районах СССР мухомор красный может появляться в июне и встречаться почти до заморозков.

В мухоморе красном содержатся холин и алкалоид мускарин, а также циклическая гидроксикислота, мусцилин — это токсичные, сильно возбуждающие нервную систему вещества. Они обуславливают галлюциногенные свойства красного мухомора. В Южной Америке, а также

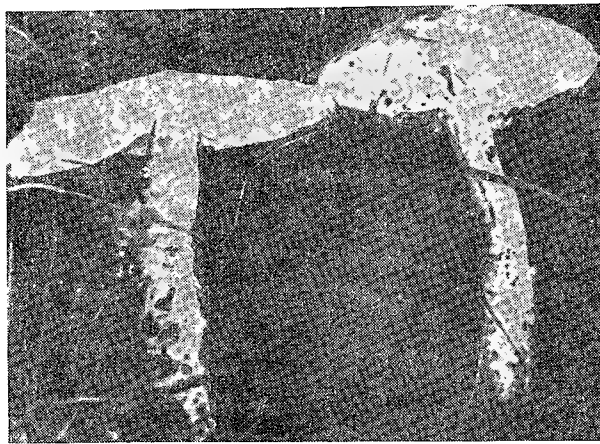


Рис. 197. Мухомор Виттадини (*Amanita vittadinii*).

в Индии используют этот гриб в качестве ритуального объекта. Это же было известно и у племен, населявших Крайний Север еще 3500 лет назад. Американскому ученому Вассону в Мексике удалось участвовать в церемонии поклонения «божественному грибу». Человек, съевший кусочек мухомора красного, приходил в состояние экстаза и галлюцинаций.

Красный мухомор у народов Крайнего Севера имеет специальные названия, например, у чукчей — ванак, у эвенков — okay. Настой этого гриба можно использовать для уничтожения мух. Следует иметь, однако, в виду, что этим раствором могут отравиться кошки и другие животные.

Мухомор Виттадини (*A. vittadinii*) встречается в некоторых южных и юго-восточных степных районах СССР. Он найден в заповедных целинных степях Украины, на Ставропольщине, в степных участках Саратовской области, Армении, Киргизии и в других местах.

Гриб имеет белую, реже зеленоватую или буроватую шляпку диаметром 4—14 см. Остатки покрывала густочешуйчато-шиповатые; чешуйки обычно заметно приподнимающиеся над поверхностью шляпки с 4—6-угольным основанием, по периферии всегда отстающие от кожицы. Пластинки белые, свободные. Ножка цилиндрическая, белая, к основанию более темная, суженная, с гладким или слабopолосатым кольцом, покрыта заостренными белыми чешуйками, расположенными концентрически под кольцом. Влагалище отсутствует. Хотя молодые грибы заключены в общую вольву, однако при дальнейшем росте в основании плодового тела она совершенно исчезает, ее следы остаются на поверхности шляпки и по всей длине ножки в виде чешуек (рис. 197). Некоторые микологи считают мухомор Виттадини переходной формой между грибами, относимыми к родам лениота и аманита, и включают его в род *лепиделла* (*Lepidella*). Молодые грибы съедобны, вкус и запах их приятен.

Интересно, что при засыхании молодые грибы не утрачивают жизнеспособности, а после того как в степи проходят дожди или выпадают обильные росы, продолжают временно задержанное засухой развитие, достигая нормальной величины.

Мухомор Виттадини растет с апреля по октябрь на различных почвах. В Южной Европе этот гриб считают очень редким видом.

Съедобные грибы рода Аманита

Цезарский гриб (*Amanita caesarea*), по мнению Р. Зингера, относится к лучшим съедобным грибам (рис. 198). Шляпка его диаметром 6—20 см, оранжево-желтая или оранжево-красная, край ее полосатый, остатки покрывала быстро исчезающие. Пластинки, ножка и кольцо желтые; кольцо широкое, снаружи полосатое. Влагалище белое, свободное или полусвободное, кожистое; мякоть шляпки белая, по периферии желтоватая.

Гриб распространен во многих странах и континентах (карта 7): встречается в Северной Америке, Азии, некоторых районах Африки и Европы. Нет его лишь в Австралии. В СССР цезарский гриб известен в Грузии (ее западных районах, в лесном горном поясе в буковых лесах с примесью граба и каштана), в Азербайджане (в дубово-грабовых лесах с примесью бука как в нижнем, так и в среднем горном поясе), на Украине (в лесах на Карпатах).

Цезарский гриб встречается в южных широтах, он редок в средней полосе СССР, и его ни разу не находили в северной зоне. Гриб предпочитает светлые леса, встречается в июле — ноябре. Считается, что для развития гриба нужно, чтобы в период его появления 2—3 недели стояла теплая, солнечная погода (около 20 °C).

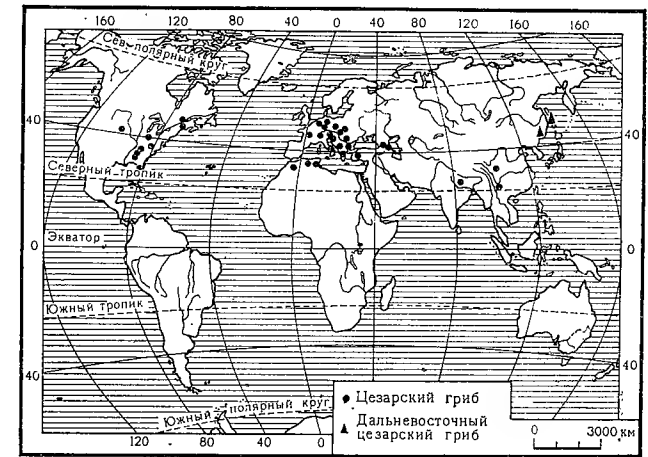
У цезарского гриба известны формы, отклоняющиеся от основного вида цветом шляпки и других частей гриба. В Китае, например, обнаружена разновидность гриба белого цвета.

Л. Н. Васильева на Дальнем Востоке описывает *дальневосточный цезарский гриб*, который она называет *A. caesareaoides*. Он отличается от обыкновенного цезарского гриба желтой внутри вольвой и наличием внутри ее особого желтого стаканчика, достигающего 3 см высоты у крупных плодовых тел. Кроме того, на его шляпках никогда не бывает обрывков покрывала, а в центре шляпки есть бугорок.

Дальневосточный цезарский гриб известен в Приморье и на Южном Сахалине (в дубняках, зарослях лещины, редко под березой). Как обычный, дальневосточный цезарский гриб съедобен.

Мухомор розовый, или *серо-розовый* (*A. rubescens*), имеет шляпку диаметром 4—10 см, она серо-розовая, с мелкими сероватыми остатками покрывала. Мякоть на изломе краснеет. По этому признаку розовый мухомор хорошо отличается от красного и пантерного мухоморов. Пластинки свободные, белые, к зрелости слегка краснеющие. Ножка книзу расширенная в виде клубня, белая, затем красноватая; кольцо белое и тоже позднее красноватое. Влагалище в виде рядов хлопьев, быстро исчезающих.

Мухомор розовый широко распространен в СССР и за рубежом. Местами обилен, встречается во всех типах леса с июля по сентябрь, а на юге и октябрь. Этот мухомор съедобен, хотя его редко



Карта 7. Распространение цезарского и дальневосточного цезарского грибов.

употребляют в пищу, вероятно, из-за боязни спутать с похожими ядовитыми видами. Гриб часто повреждается личинками мух (червивеет). В плодовых телах розового мухомора содержится ряд полезных веществ. Показано, например, что в них содержится около 40% полезных для человека фосфорноокислых соединений, около 5% бетаина, наличие которого известно также в корнях свеклы. На 1 кг сухой массы розового мухомора приходится 12,8 мг витамина B₁ и 12 мг витамина B₂.

Поплавки, или *толкачики* (рис. 198) — небольшие грибы, часто относимые к роду *Amanitopsis* из-за отсутствия на ножке кольца. Известно несколько видов или разновидностей поплавок, различающихся по цвету шляпки.

Общим для всех вариаций поплавок является относительно небольшой размер шляпки (диаметром 4—10 см), край у которой резко-полосатый, остатков покрывала чаще нет или они быстро исчезают. Пластинки белые, ножка тоже белая, книзу утолщенная, чаще всего покрытая хлопьевидными белыми или окрашенными чешуйками, кольца нет, влагалище свободное, лопастное, белое или бледно-рыжевато-белое, мясо белое.

Известно несколько разновидностей поплавок, различающихся по цвету шляпки. Некоторые микологи считают их самостоятельными видами. Чаще встречаются разновидности с серой, шафранной, реже с белой и коричневой шляпкой.

Поплавки растут в сравнительно светлых лесах, часто на опушке, среди трав. Оранжевая разновидность в Подмосковье встречается на окраинах болот и в увлажненных участках леса. В амурской тайге полавки распространены в черноберезовых и лиственничных лесах с дубом, где образуют микоризу с разными древесными породами.

Поплавки съедобны. В их плодовых телах содержатся, в частности, бетаины, имеющие боль-

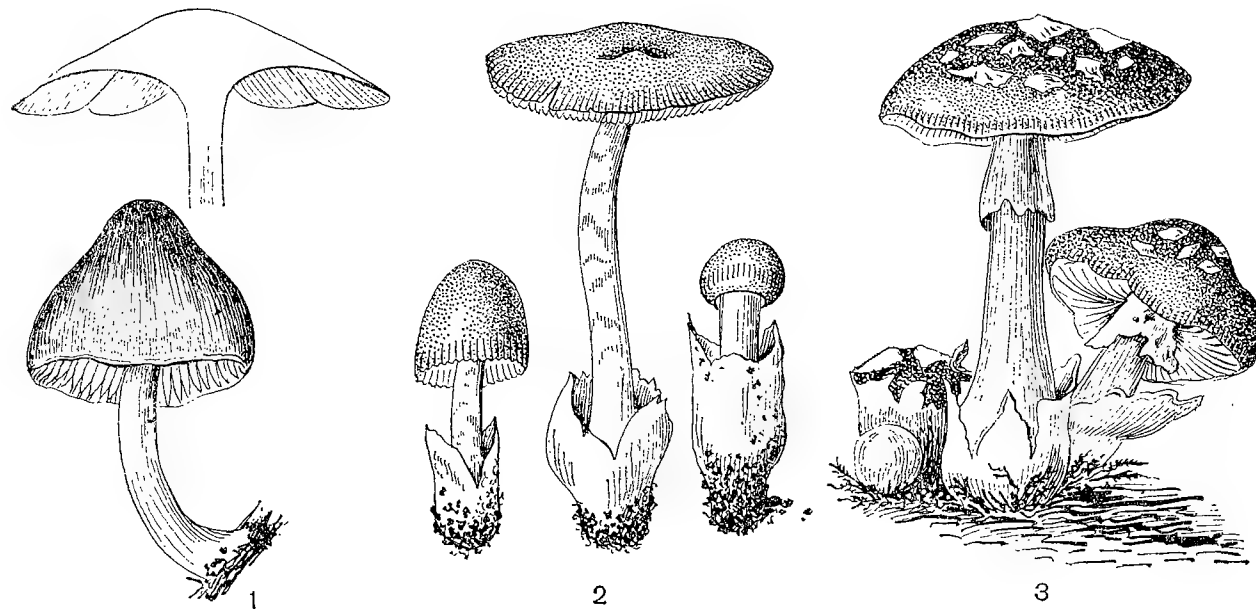


Рис. 198. Аманитовые:

1 — плетей олений (*Pluteus cervinus*); 2 — поплавок (*Amanitopsis*); 3 — цезарский гриб (*Amanita caesarea*).

шое значение в обменных реакциях животного организма. Количество бетаинов в поплавах такое же, как в белом грибе.

Род *вольвариелла* (*Volvariella*) объединяет грибы, которые в молодом возрасте заключены в общую оболочку — *вольву*. После ее разрыва в основании ножки остается мешковидное влагалище, а на шляпке остаются остатки оболочки в виде хлопьевидных лоскутков, однако быстро исчезающих.

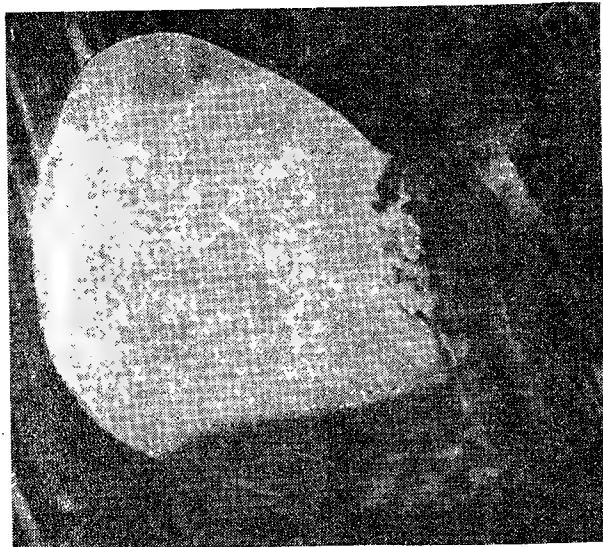


Рис. 199. Вольвариелла шелковистая (*Volvariella bombycinata*).

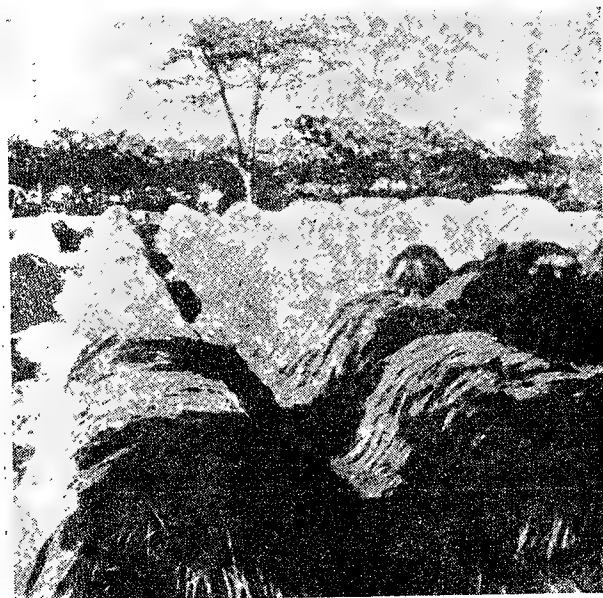


Рис. 200. Гряды для выращивания вольвариеллы съедобной.

Кольца на ножке нет, по этому признаку и розовым спорам вольвариеллы отличаются от грибов из рода аманита. Кроме того, у грибов рода вольвариелла шляпка часто белая или серая. Пластинки сначала белые, потом розоватые, споры розовые. Грибы, относящиеся к роду вольвариелла, растут на отмерших стволах, пнях, реже на богатой перегноем почве.

В Советском Союзе встречается несколько видов грибов из рода вольвариелла. Довольно широко распространена *вольвариелла шелковистая* (*Volvariella bombycinata*). Растет этот гриб на мертвой древесине, иногда в открытых дуплах деревьев различных лиственных пород, в июле — августе, иногда позднее. У гриба белая, затем желтеющая шелковистая шляпка, сильно вздутая у основания белая ножка с широким волокнистым белым же влагалищем, пластинки вначале белые, быстро розовеющие (рис. 199). Съедобность этого гриба и других распространенных в нашей стране видов рода вольвариелла неизвестна.

В Белоруссии и в некоторых других районах Советского Союза на мусорных кучах, на грядках в огородах и садах растет *V. speciosa*. У этого гриба гладкая, слизистая беловатая шляпка, в центре темная, серовато-беловатая, диаметром 5—12 см. У молодых грибов она полушаровидная, к зрелости колокольчатая. Пластинки сначала белые, потом розовые. Ножка у молодых грибов войлочная, затем гладкая, у основания вздутая; влагалище белое, широкое, свободное. Гриб считают съедобным, хотя пищевые свойства его неизвестны.

Грибы из рода вольвариелла в странах Востока довольно давно культивируются. К таким видам относятся *вольвариелла съедобная* (*V. esculenta*), которую иногда называют *шампиньоном травяным*, и близкий к ней вид *V. diplosia*. В природе эти грибы живут в лесу, в местах, где много разлагающихся сучьев. В Китае разработан способ выращивания указанных грибов на рисовой соломе (рис. 200).

Грибы эти весьма теплолюбивы, требуют для своего развития температуры воздуха около 28 °С, а самой питательной среды, на которой их выращивают, до 42 °С. Поэтому в условиях тропиков и субтропиков их культура ведется в открытом грунте, а в более умеренной зоне — в закрытых помещениях. Для питательного субстрата используют рисовую солому с добавлением в нее 2—3% конского навоза и минеральных удобрений. Эту смесь укладывают на гряды и в нее вносят специально выращенную стерильную грибницу. Первые плодовые тела появляются через 10 суток. Сбор грибов длится 30—40 суток, и производят его ежедневно. С каждых 50 кг питательной среды (приготовленной указанным способом рисовой соломы) собирают от 2,5 до 4,5 кг свежих грибов.

В Южной Азии для получения плодовых тел гриба *V. volvacea* его выращивают на отходах

масличной пальмы. Первый сбор урожая производят через 2—3 недели после посева грибницы. Гриб этот в Советском Союзе растет в Закавказье, поселяясь в садах, оранжереях и на навозных кучах, часто среди корья и перегноя. Шляпка у него сначала колокольчатая, потом полураспростертая, диаметром 7—10 см, пепельно-серая, затем выцветающая, почти белая с черными прижатыми волосками; ножка белая, плотная, сначала волокнистая, потом гладкая; влагалище широкое, белое.

Род *плютейс*, или *плютей* (*Pluteus*), объединяет грибы, которые обычно растут на пнях, гнилых деревьях и даже на лесном перегное. Шляпка у плутейсов колокольчатая, позднее плоско-выпуклая, с гладкой шелковисто-волнистой кожей, чаще всего буровато-серого цвета. Пластинки розоватые, свободные, окраска спор мясо-красная, высыпавшийся на бумагу порошок буроватый, со слегка красноватым оттенком. Ножка обычно цилиндрическая.

В нашей стране встречается около 10 видов грибов рода плутейс, из которых наиболее распространен *плютей олений* (*Pluteus cervinus*). У этого гриба волокнистая серовато-коричневая шляпка с полосками по краю, белая с черными волокнами ножка, слабо вздутая у основания. Пластинки сначала белые, затем розовеющие до красновато-мясного цвета.

Олений плутей растет на пнях, стволах гниющих деревьев различных лиственных пород, иногда даже на горах опилок. Например, в районе Звенигорода найдена группа оленьих плутеев, выросших на опилках, причем шляпки у них необычно крупные (у некоторых диаметром до 24 см), в то время как обычный размер шляпки этого гриба диаметром 4—10 см (рис. 198). Олений плутей встречается в течение всего лета, в средней полосе Европейской части СССР — с июня до начала сентября. Во многих странах он считается съедобным. В тундре его охотно поедают олени. Олений плутей распространен во многих местах в Советском Союзе, а также за рубежом (в Африке, Америке, Японии).

У оленьего плутея встречаются разновидности, различающиеся по окраске шляпки, — палевые, пепельно-серые.

Многие плутеи встречаются на валежнике хвойных и лиственных пород в некоторых районах Сибири. *Плютей карликовый* (*P. nanus*) распространен довольно широко. Это небольшой гриб, растущий на гнилых пнях и валежнике. Шляпка его диаметром 1—5 см, темно-бурая, почти черная в центре, с сажистым налетом на поверхности, радиально-морщинистая, пластинки сначала белые, затем розовеющие, ножка беловатая, более или менее ровная. Гриб встречается в середине августа. Кроме указанных районов, распространен также в Западной Европе и Северной Америке.

В Подмоскowie с середины августа (иногда и раньше) и до начала сентября изредка встречается плутей со своеобразной золотистой шляпкой (*P. luteovirens*) диаметром 5—7 см. Растет он на гнилых пнях, обычно единичными экземплярами. В Чехословакии золотистый плутей относится к редким грибам.

СЕМЕЙСТВО ШАМПИНЬОНОВЫЕ, ИЛИ АГАРИКОВЫЕ (AGARICACEAE)

Обширнейшее семейство агариковых, или шампиньоновых, объединяет 13 родов грибов очень разнообразных видов. У грибов этого семейства свободные пластинки за исключением рода *цистодерма* (*Cystoderma*), в котором они сначала приросшие, но с возрастом отстающие от ножки. Агариковым грибам свойственно также наличие на ножке кольца от частного покрывала или чешуек от него. Шляпки различной консистенции и размеров. Ножки центральные, часто отделены от гименофора коллариумом (*Macrolepota*), обычно более волокнистые, чем шляпки. Общее покрывало (вольва) или развитое, или рудиментарное, или отсутствует. Окраска спор очень различна: чисто-белые в роде *макролепиота* (*Macrolepota*), кремовые в роде *лепиота* (*Lepiota*), зеленоватые или зеленые в роде *хлорофиллум* (*Chlorophyllum*), желтые или ржаво-желтые в роде *феолепиота* (*Phaeolepiota*), от розовых до темно-коричнево-фиолетовых в роде *агарикус* (*Agaricus*). Размеры и окраска плодовых тел очень разнообразны.

Большинство родов космополиты. Один род *псевдобаэоспора* (*Pseudobaespora*) включает всего 2 вида с ограниченным ареалом: *Pseudobaespora oligophylla* — азиатский вид — характерен для Сибири (главным образом для Алтая), а *P. pilodii* — европейский вид — обитает в субальпийской зоне. Все они сапротрофы. Встречаются на различных почвах, в том числе и на песке, часто на гумусе в лесу, в глубоком мху, в степях и полупустынях, на песчаных дюнах, очень часто в теплицах, на полях. Некоторые обитают на отмерших растительных остатках, а иногда и на живых растениях, особенно на папоротниках и древесине хвойных (отдельные виды лепиот). В основном космополиты, но отдельные роды больше приурочены к умеренным зонам, например *агарикус*, макролепиота, меланофиллум, а другие — к тропическим, например лепиота, цистодерма, лейкоагарикус. Таким образом, виды этого семейства можно найти почти в любом месте земного шара. Среди них много ценных съедобных грибов, но много и опасных, смертельно ядовитых.

Наиболее обширные роды, имеющие существенное значение в природе и жизни человека, — агарикус, макролепиота, лепиота, цистодерма. Остальные роды небольшие, включающие от 1—2 до 10—12 видов, отличающиеся от основных типич-

ных родов рядом морфологических признаков, например цветом спор (грибы рода леукоагарикус с белыми спорами, а грибы рода агарикус с коричнево-фиолетовыми спорами), пунктировкой на поверхности спор (грибы рода меланофиллум с пунктированными голубовато- или оливково-зелеными спорами, а грибы рода лепиота с гладкими белыми спорами).

Род Шампиньон, или Агарикус (Agaricus)

Род агарикус объединяет грибы, которые известны в общежитии под названием шампиньонов. Растут они преимущественно на унавоженной почве, на богатом органическими веществами лесном и луговом перегное, встречаются на коре отмерших деревьев, на муравейниках (лесной шампиньон — *Agaricus silvaticus*). По приуроченности к субстрату эти грибы довольно четко разделяются на 5 экологических групп: растущие только в лесу (*A. silvaticus*, *A. silvicola*); почвенные сапротрофы открытых, лишенных травянистого покрова пространств (*A. bisporus*, *A. bitorquis*, *A. subperonatus*), гумусовые сапротрофы — гербофилы, растущие только на открытых пространствах среди травы (*A. campester*, *A. augustus* и многие другие); гумусовые сапротрофы, растущие на открытых пространствах среди травы и в лесу (*A. arvensis*, *A. comtulus* и др.); пустынные виды, среди которых есть галофиты, растущие на засоленных почвах (*A. bernardii*). Виды третьей группы — гумусовые сапротрофы — являются самыми распространенными.

Виды рода шампиньон в основном космополиты: например, шампиньон двуспоровый (*A. bisporus*, табл. 30), шампиньон обыкновенный (*A. campester*, табл. 30). Однако большинство из них — термофилы и многие из них встречаются между 50 и 40° северной и 20 и 30° южной широты, в степной и лесостепной зонах. Далее всего к северу заходят *A. silvaticus* и *A. xanthoderma*, отмеченные в СССР у 65° северной широты — в Карелии. Наиболее богаты видами и разновидностями шампиньонов степная и лесостепная зоны Европы, степи Центральной Азии, североамериканские прерии, южноамериканские пампасы, луга и открытые места Австралии, Африки.

К видам с четким ограниченным ареалом относятся пустынные шампиньоны, встречающиеся в пустынях и полупустынях Средней Азии, — *A. bernardii* и *A. tabularis*. Последний отмечен также для пустынных зон Северной Америки (карта 8).

В настоящее время насчитывают более 60 видов шампиньонов. К этому нужно добавить новые виды, описанные в последние годы в Индии, Центральной и Северной Африке, Австралии. Если учесть общую тенденцию к увеличению числа видов за счет возведения форм и разновидностей в ранг вида, то общее число их превысит 90.

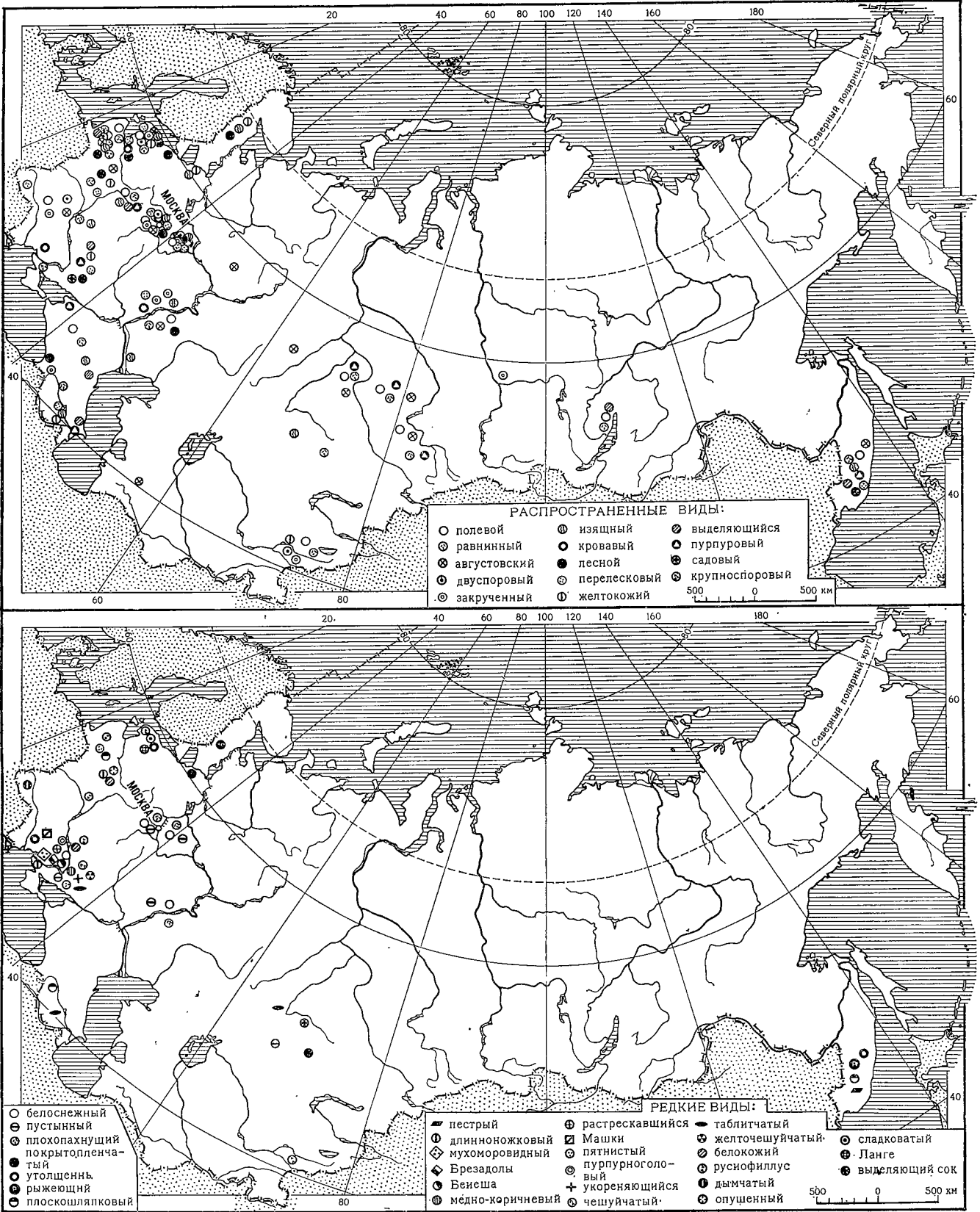
Род шампиньон экономически очень важен. Только 2 вида шампиньонов ядовиты — *A. meleagris* и *A. xanthoderma*. Первый вид на территории Советского Союза встречается в степной и лесостепной зонах, второй заходит на север в лесную зону. Плодовые тела других видов съедобны, и многие из них в большинстве районов мира и в нашей стране собирают и употребляют в пищу, особенно *A. arvensis* и *A. campester* (табл. 30). Последний — постоянный спутник человека. Поселяется он в скверах, на газонах парков, свалках, мусорных кучах, около животноводческих ферм, парников, в садах и т. д. *A. bisporus* стал промышленной культурой, широко выращиваемой в ряде стран мира, часто являющейся предметом экспорта.

Грибная индустрия по выращиванию шампиньонов развита в США, Великобритании, Франции, Нидерландах, Дании, Германии и других странах. В СССР также имеются предприятия по выращиванию шампиньонов. Но основная потребность в грибах удовлетворяется в нашей стране за счет сбора дикорастущих видов ценных грибов, которыми пока еще богаты леса.

Из плодовых тел двух видов шампиньонов выделены антибиотики, кроме того, шампиньон обыкновенный и шампиньон двуспоровый обладают наибольшим процентом усвояемого человеческим организмом белка (39,06 от 46,5% всего общего белка в грибе). По этому показателю они равны белому грибу (*Boletus edulis*), значительно опережая остальные съедобные виды.

Плодовые тела шампиньонов бывают длиной от 3—5 см у шампиньона изящного (*A. comtulus*) до 20—25 см у шампиньона полевого (*A. arvensis*). Шляпка чаще полушаровидная, мясистая, плотная. Поверхность ее гладкая, волокнистая, чешуйчатая, чаще беловатая, реже буроватая или коричневатая. Ножка обычно центральная, ровная, плотная, реже внутри рыхлая или полая. Всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке при созревании четко выраженное однослойное или двухслойное кольцо. Пластинки свободные, сначала белые, потом, по мере созревания, розоватые, постепенно буреющие и, наконец, темно-коричнево-фиолетовые. Изменение цвета пластинок связано с изменением окраски спор, меняющейся постепенно с возрастом гриба от белой до почти черной. Этим признаком шампиньоны легко отличаются от ядовитых мухоморов, к которым относят смертельно ядовитую бледную поганку, мухомор красный и др. У них споры и, следовательно, пластинки постоянно остаются белыми. Споры округлые, эллипсоидальные или зерновидные. Шампиньоны активно разлагают гумус.

Один из самых интересных видов в этом роде — шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*, табл. 33). Этот гриб, пожалуй, единственный из грибов вообще стал настоящей сельскохозяйственной



Карта 8. Ареал грибов рода шампиньон.

культурой, широко выращиваемой во многих странах мира. В большинстве из них существует настоящая «грибная индустрия» по выращиванию шампиньонов (рис. 201, 202). Культура шампиньонов насчитывает более 300 лет. Возникла она впервые в Италии, а затем во Франции. В середине XVII в. она была уже довольно широко распространена под Парижем, на что имеется указание

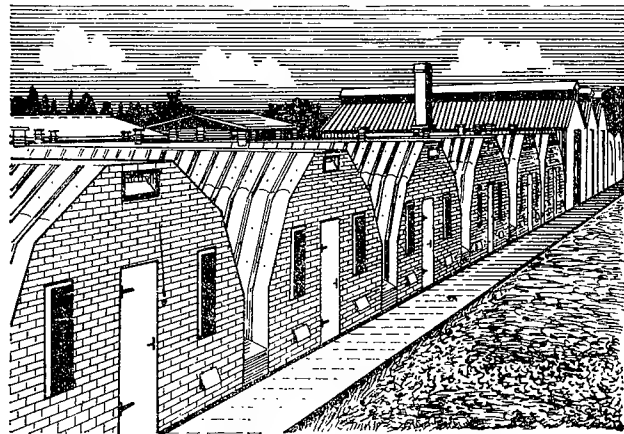


Рис. 201. Шампиньонницы.

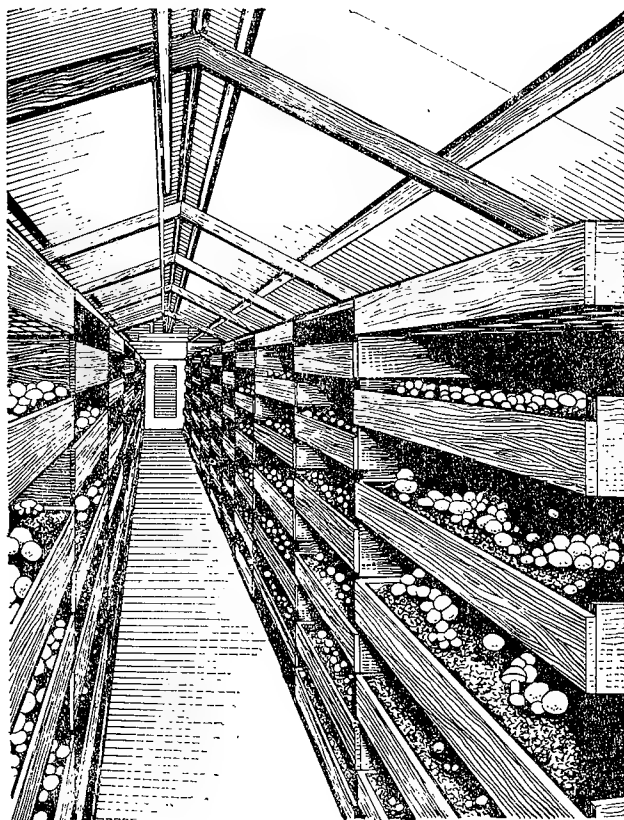


Рис. 202. Внутренний вид шампиньонницы.

в «Руководстве по садоводству» (1652). О развитии и некоторых правилах разведения шампиньонов упоминает знаменитый французский ботаник Турнефор (1707). Описание выращивания шампиньонов в теплицах в Швеции относят к 1754 г. Наибольшего развития культура шампиньонов в XVIII и XIX вв. достигла во Франции, особенно близ Парижа. Этому способствовало наличие там старых каменоломен, где в течение всего года удерживалась благоприятная для выращивания шампиньонов температура около 12—14 °С. Из Франции культура проникла в Англию, Германию и другие страны Европы. Постепенно накапливались сведения о культивируемом организме, о наилучших приемах его выращивания и к концу XIX в. появились обширные монографии об этом грибе.

В России разведением шампиньонов начали заниматься в середине XVIII в. Первая заметка о культуре шампиньонов появилась в русской печати в 1780 г. Это была статья А. Т. Болотова (известного русского агронома и садовода) «Нечто о шампиньонах», напечатанная в журнале «Экономический магазин». Очевидно, выращиванием этих грибов занимались в то время отдельные любители. Промышленная культура шампиньонов возникла в России вполне самобытно. В 20-е годы прошлого столетия крестьянином Осининым была построена первая в России шампиньонница — специальное помещение для выращивания этих грибов. С 1848 г. разведением шампиньонов стал заниматься известный огородник Е. А. Грачев, который сам разработал приемы разведения этой культуры. В 1860—1861 гг. появляются его подробные описания культивирования шампиньонов в «Вестнике Российского общества садоводства».

Первоначально в качестве посадочного материала использовали дикорастущую грибницу, которую собирали в естественных местах обитания шампиньонов: на выгонах, в садах и т. д. Осенью в таких местах осторожно вырезали куски почвы, пронизанные грибницей, подсушивали и хранили до посадки в грунт. Следующим шагом вперед было выращивание грибницы уже в искусственных условиях на навозных грядках. В такие грядки вносили небольшое количество грибницы шампиньона. Когда весь грунт пронизывался гифами гриба, отдельные его куски собирали и подсушивали. Этот способ с вариантами, отличающимися составом грунта и методом его приготовления, был широко распространен среди грибоводов. Однако существенным недостатком такой грибницы было то, что она довольно быстро «вырождалась», т. е. начинала давать низкие урожаи. В 1893—1894 гг. в Пастеровском институте во Франции был разработан метод проращивания спор шампиньона и получения его стерильной грибницы. Были описаны основные принципы производства стерильной грибницы шампиньона и положено начало

ведению сортовой чистой культуры этого гриба. К 1924 г. в большинстве стран, где была распространена культура шампиньонов, уже работали специальные лаборатории по производству его стерильной грибницы. В настоящее время выращиванием шампиньонов занимается более 80 стран.

Существуют специальные фирмы по промышленному приготoвлению сортов стерильной грибницы и лаборатории, занимающиеся селекционной работой. Созданы специальные культивационные помещения — шампиньонницы — с автоматически регулирующимися температурой и влажностью воздуха (рис. 202). Имеются сорта, которые обладают высокими качествами и в течение уже десятилетий используются грибоводами различных стран. Урожайность шампиньонов может достигать 22 кг с 1 м² гряды. Средняя урожайность 5—10 кг с 1 м².

В Советском Союзе выращивание шампиньонов сосредоточено преимущественно вокруг крупных промышленных центров: Москвы, Ленинграда, Нижнего Новгорода, Кишинева, Артемовска и др. (табл. 33, 34).

С самого начала культуры шампиньона и в течение длительного времени предполагалось, что в культуре находится четырехспоровый вид шампиньон обыкновенный, который широко распространен в природе. Поскольку исходный посадочный материал (грибница) брался из естественных мест обитания обыкновенного шампиньона, это предположение казалось вполне обоснованным. В 1906 г. установлено, что шампиньон, находящийся в культуре, при общем внешнем сходстве отличается от дикорастущего наличием двух базидиоспор на базидии вместо четырех.

В результате этого открытия стали считать культивируемый двуспоровый шампиньон разновидностью четырехспорового шампиньона обыкновенного, а несколько позже нашли у них и другие отличия и выделили культивируемый шампиньон в самостоятельный вид — шампиньон двуспоровый. Четырехспоровые виды в культуре раньше не встречались. Распространилось мнение, что шампиньон двуспоровый произошел от обыкновенного путем приспособления в процессе культивирования. При этом физиологические изменения в нем вызвали и морфологические — уменьшение числа спор на базидии. В 30-е годы XX столетия и позже были найдены в природных условиях дикорастущие двуспоровые шампиньоны. Встречаются они очень редко. Их описания и экспериментальное сравнительное изучение показали их идентичность с видом, находящимся в культуре. Происхождение культивируемого шампиньона получило следующее объяснение. Грибоводы брали дикорастущую грибницу из мест обитания обыкновенного шампиньона и близких к нему видов — *A. bitortus* и *A. subrepens*, где вместе с ними произрастал и шампиньон двуспоровый. Но в естественных условиях он ока-

зывался подавленным. В искусственной культуре он имеет наиболее благоприятные условия, так как шампиньон обыкновенный практически не способен расти на компостированном навозе — основном субстрате культивируемого двуспорового шампиньона. Таким образом, в культуре оказался как бы отобранным двуспоровый шампиньон. Эта теория в настоящее время наиболее приемлема. Двуспоровый шампиньон встречается в виде трех разновидностей: белой, коричневой и кремовой. Последняя известна только в культуре и в природе пока не найдена. Новые данные в этой области и особенно работы по изменчивости и селекции этого вида, несомненно, позволят окончательно решить вопрос о происхождении культивируемого шампиньона.

Шляпка этого гриба округлая с плоскозагнутым краем и остатками частного покрывала на нем. Окраска ее колеблется от почти беловатой до насыщенно-коричневой или деревянисто-коричневой. Окраска шляпки столь разнообразна, что может быть разных оттенков даже у плодовых тел на одном и том же мицелии. Поверхность шляпки гладкая, в середине глянцевая или радиально-волокнистая до ясно выраженной чешуйчатости. Молодые пластинки розового цвета, зрелые — темно-коричневые, с фиолетовым оттенком. Ножка белая, гладкая, цилиндрическая, шириной 3—6 см и высотой 10—20 см, заполненная или почти полая, с хорошо выраженным кольцом. Мякоть плотная, сочная, на изломе розовеющая и даже краснеющая. В природных условиях встречается сравнительно редко, но большими группами на компостных кучах, в садах, около теплиц, в придорожных канавах, всегда на местах, лишенных травы. Лишь однажды этот гриб был найден на лугу.

Наиболее известен гриб шампиньон обыкновенный (*A. campester*). В Белоруссии и на Украине его часто называют печерицей. Чаще всего встречается около человеческого жилья, широко употребляется в пищу (табл. 30). Растет он обычно среди травы, на очень богатой перегноем почве. Отсюда и его приуроченность к садам, паркам и т. д. Встречается с мая по октябрь. В изобилии растет в степных районах Советского Союза. Часто образует «ведьмины круги» огромных размеров. Некоторые авторы указывают для этого вида много разновидностей.

Наиболее типичная шляпка вначале полушаровидная, с глубоко загнутым внутрь краем, потом плоско-округлая и, наконец, распростертая, часто с выпуклым центром. Цвет шляпки обычно белый, иногда буроватый или буро-коричневатый. Она шелковистая или мелкочешуйчатая, сухая, диаметром 8—15 см. Мякоть белая, на изломе краснеющая. Пластинки сначала белые, потом розоватые и при созревании темно-коричневые с фиолетовым оттенком. Ножка прямая, ровная или в основании расширенная и вздутая, дли-

ной 5—9 см и толщиной 1—2 см, одноцветная со шляпкой. Кольцо широкое, белое, расположенное близ середины ножки. Гриб употребляют в пищу в основном в свежем виде.

Другим широко распространенным и очень обильно растущим грибом этого рода является *шампиньон полевой* (*A. arvensis*). Встречается он на лугах, лесных полянах, по обочинам лесных дорог, реже на пастбищах. Обладает приятным запахом аниса и сладковатой белой или слегка желтоватой мякотью. Растет с мая до поздней осени. Плодовые тела очень крупные, со шляпкой диаметром от 8—10 до 20 см, толстомясистые. Ножка длиной 6—10 см, утолщенная к основанию. Шляпка округло-колокольчатая, белая, желтеющая от прикосновения, шелковистая либо покрытая волокнистыми желтоватыми или буроватыми чешуйками. Пластинки свободные, сначала белые, затем буро-фиолетовые, более широкие к периферии, вздутые. На ножке крупное, широкое, белое двухслойное кольцо. Этот шампиньон употребляется свежим и маринованным.

В хвойных и смешанных лесах с июля по октябрь растет *благушка*, или *шампиньон лесной* (*A. silvaticus*). Он часто встречается около муравьиных куч, а иногда растет непосредственно на них, так что плодовое тело его вылезает из вершины муравейника. Это малоизвестный съедобный гриб. Плодоносит он довольно обильно. Шляпка яйцевидно-колокольчатая, при созревании плоскораспростертая, часто с выступающим бугром, ржаво-буро-коричневой окраски с многочисленными темными чешуйками на поверхности. Мякоть белая, при надломе краснеющая. Пластинки сначала белые, затем красноватые и, наконец, темно-коричневые, вздутые к середине, суженные к концам, свободные. Ножка чаще вздута к основанию, с белым пленчатым кольцом, исчезающим в зрелости.

Кроме лесного и полевого шампиньонов, в лесу обитает очень мелкий *шампиньон изящный* (*A. comtulus*). Он встречается довольно редко, растет всегда среди травы. Иногда его находят на газонах, лужайках больших парков. Этот красивый маленький гриб похож на миниатюрный шампиньон обыкновенный. Шляпка диаметром 2,5—3,5 см, а ножка длиной около 3 см и толщиной 4—5 мм. Гриб съедобен, имеет острый анисовый запах и вкус. Плодоносит с июня по октябрь.

Перечисленные шампиньоны встречаются наиболее часто и плодоносят обильно. Остальные многочисленные виды этого рода более редки и имеют меньшее экономическое значение по сравнению с описанными выше. Среди них интересны ядовитые грибы, являющиеся исключением в роде агарикус. Это *шампиньон желтокожий* (*A. xanthoderma*). Растет он в лиственных лесах, садах, парках, на лугах с июля по октябрь. Шляпка его диаметром 5—15 см, мясистая, с загнутым краем.

Поверхность белая, беловато-буроватая, при надавливании желтеет, гладкая, сухая, иногда по краю растрескивается. Ножка длинная, полая, со вздутием в основании, белая. Пластинки тонкие, сначала розовые, при созревании коричневые. Мякоть буровато-беловатая, ближе к основанию ножки желтоватая, во вздутии ножки оранжевая, имеет неприятный запах карболовой кислоты (так называемый «аптечный запах»). Употребление этого гриба в пищу вызывает тяжелое желудочно-кишечное заболевание.

Другой ядовитый гриб — *шампиньон пестрый* (*A. meleagris*) в некоторых местах встречается довольно часто. Интересно, что восприимчивость к нему людей различна. Некоторые могут употреблять в пищу небольшие количества его без вреда. Шляпка дымчато-сероватая, более темная в середине, покрыта плотными, мелкими, отстающими чешуйками дымчато-серой окраски. Реже чешуйки коричневые. Возле края шляпка почти белая. На территории СССР этот гриб встречается в степной и лесостепной Украине. В некоторых руководствах его ядовитость не отмечена.

Получение плодовых тел шампиньона лесного в лаборатории без присутствия корней деревьев позволяет предположить, что лесные виды, как и остальные шампиньоны, — типичные сапротрофы. Их приуроченность к лесу связана с потребностями в тех специфических веществах, которые имеются только в лесной подстилке.

Очень интересны с точки зрения экологии виды шампиньонов, растущих в пустынях и полупустынях.

Шампиньон таблитчатый (*A. tabularis*) очень редко встречается в пустынях и полупустынях Казахстана, Средней Азии, в целинных степях Украины, а также в Северной Америке (в пустынях штата Колорадо). Обнаружение его в степях Украины — первое нахождение этого гриба на территории Европейского континента. Гриб имеет глубокотрещиноватую таблитчатую шляпку, диаметром 5—10 см. Шляпка очень толстая, мясистая, плотная, плоско-выпуклая, беловатая. Мякоть беловатая, при прикосновении желтеет. Пластинки узкие, свободные, в зрелости чернобурые. Ножка толстая, широкая, плотная. Шампиньон таблитчатый занесен в Красную книгу Казахской ССР и подлежит охране на территории этой республики.

Другой пустынный вид — *шампиньон Бернарда* (*A. bernardii*). Этот вид, по-видимому, имеет очень ограниченный ареал и встречается только в пустынях Средней Азии; недавно он обнаружен в Монголии. Гриб поселяется на таких своеобразных пустынных почвах, как такыры с плотной (асфальтоподобной) коркой, которую его плодовые тела пробивают, появляясь на свет (табл. 30). По внешнему виду шампиньон Бернарда очень похож на шампиньон обыкновенный, отличаясь от него только белой мякотью, не розовеющей на

изломе, двойным, нестойким кольцом на ножке и более резко выраженной чешуйчатостью шляпки.

Шампиньон обыкновенный также обладает способностью пробиваться через очень плотный грунт. Бетонные и асфальтовые покрытия дорог и тротуаров, бетонированные полы гаражей и складских помещений неоднократно бывали приподняты и пробиты плодовыми телами шампиньона. Это явление связано с особенностями роста и развития шляпочных грибов. Грибница легко развивается в почве под асфальтовым покрытием. При этом еще в почве почти полностью закладывается плодовое тело — гриб в миниатюре. Грибы растут гораздо быстрее, чем всякое зеленое растение. Некоторые грибы из группы гастеромицетов развиваются из зачатка во взрослое плодовое тело за несколько часов. Клетки его при таком быстром росте не только делятся, но и сильно вытягиваются. В это время в них скапливается много влаги: взрослый гриб содержит до 95% воды и всего 5% сухого вещества. Это обуславливает очень сильное внутриклеточное давление — тургор — и в результате его создается большая упругость тканей гриба. Именно эта упругость, а также быстрое деление и растягивание клеток наделяют гриб силой, способной взломать асфальт и бетон. Гифы некоторых грибов способны пробуравливать тонкие пластинки из мрамора, известняка, коллодия, яичной скорлупы и даже золота, развивая при этом давление до 5 атм. Проникновение это в подавляющем большинстве случаев чисто механический процесс, не связанный с ферментативным разрушением.

Род Грибы-зонтики, или Макролепиота (*Macrolepiota*)

Грибы рода грибы-зонтики, или макролепиота, — сапротрифы и поселяются на почве в лесу и вне леса. Хотя они не микоризообразователи, но тем не менее регулярно появляются на одних и тех же местах из года в год. Иногда они вырастают и в шампиньонницах, очевидно, заносимые вместе с землей. Род макролепиота небольшой (7—11 видов). Все грибы этого рода съедобны. Некоторые из них первосортные, которые высоко ценятся на европейских, азиатских и африканских рынках, особенно *гриб-зонтик пестрый* (*Macrolepiota procera*).

Грибы-зонтики — космополиты и распространены почти по всему земному шару. Наиболее хорошо изучены виды северной умеренной зоны.

Все грибы-зонтики отличаются очень крупными размерами. Шляпка диаметром от 10 до 25 см и более, ножка высотой 15—30 см и толщиной 2,5—3 см. В зрелости шляпка распростертая, что в сочетании с большими размерами объясняет название «грибы-зонтики». Шляпка сухая, реже слизистая, белой, бурой, желтоватой или красноватой окраски, покрыта крупными чешуйками.

Пластинки свободные, часто сростаются между собой, образуя около ножки кольцо (кольцевидное утолщение). Споры и пластинки всегда чисто-белые, чем четко отличаются от шампиньонов. Гифы плодовых тел имеют пряжки. Ножка полая или плотная, вверху с широким подвижным кольцом, так же как и шляпка, она покрыта крупными бурыми чешуйками.

Наиболее распространен растущий в лесах, на лугах, полях и даже огородах *гриб-зонтик пестрый* (*M. procera*). Это очень крупный гриб. Шляпка диаметром 10—26 см, у молодых грибов она яйцевидная, затем колокольчатая и у зрелых — зонтиковидная с выступающим бугром. Окраска ее серовато-буроватая, с более темным центром, с угловатыми коричнево-бурыми чешуйками. По краю хлопьевидно-волокнистая. Мякоть белая, рыхлая, позже более плотная, хрящеватая. Пластинки белые (с возрастом на них образуются красноватые прожилки), они отделены от ножки коллариумом. Ножка длиной 15—30 см и толщиной 1,5—2 см, светло-бурая, покрыта темно-бурыми волокнистыми концентрическими чешуйками, цилиндрическая, к основанию расширенная и вздутая. Внутри полая. Кольцо на ножке подвижное. Гриб съедобен, растет в июле — сентябре, одиночно или группами, иногда образует «ведьмины круги», или кольца. Это объясняется тем, что грибница его, как и у большинства шляпочных грибов, многолетняя и характеризуется равномерным по всем радиусам центростремительным ростом. Диаметр кольца при этом из года в год расширяется, а трава внутри его бывает чахлая, бледная, так как мицелий истощает почву. В более старых кольцах чахлая трава бывает только на периферии, около плодовых тел, где находится особенно жизнедеятельный мицелий, а в центре старых кругов трава пышно развита, так как мицелий там уже отмер и обогатил почву питательными веществами. Размеры таких кругов могут достигать нескольких десятков метров. Скорость роста мицелия по радиусу в зависимости от условий составляет 8—50 см в год (в среднем около 10 см в год). Возраст некоторых колец бывает свыше 100 лет. Название свое эти кольца угнетенной зоны роста травы получили от средневекового суеверия, по которому на этом месте ведьмы водили хоровод и вытоптали траву, а плодовыми телами грибов, которые также часто считали порождением нечистой силы, отмечены якобы границы хоровода. Эти кольца хорошо заметны, даже когда плодовых тел гриба еще нет. Такие же «ведьмины круги» образуют некоторые шампиньоны (шампиньон обыкновенный и шампиньон полевой), луговой оенок и некоторые другие грибы, в основном немикоризные почвенные сапротрофы.

Другой распространенный вид рода макролепиота — *гриб-зонтик белый* (*M. excoriata*). Это также съедобный гриб с приятным вкусом и запахом. Растет он в лесах, на лугах и в степях с мая

по ноябрь, достигая особенно крупных размеров на гумусных степных почвах. Шляпка его диаметром 6—10 см, у молодых грибов она полушаровидная, у зрелых — зонтиковидная, беловатая, в центре буроватая, более темная, покрыта мелкими тонкими чешуйками. Мякоть гриба белая, рыхлая. Пластинки белые, с коллариумом. Ножка длиной 5—8 см и толщиной 0,5—1 см, при основании утолщенная, гладкая, белая, внутри полая. Кольцо на ножке одноцветное со шляпкой, подвижное. За обильное плодоношение на лугах и в степях его называют иногда гриб-зонтик луговой.

Крупные плодовые тела бывают у гриба-зонтика *ложматого* (*M. rhacodes*). Они несколько уступают по размерам только грибу-зонтику пестрому. Шляпка диаметром 10—18 см, сначала шаровидная, потом в виде зонтика. Окраска серовато-буроватая или серовато-желто-охряная. В центре обычно более темная. Поверхность растрескивающаяся, в редких крупных широких коричневых чешуйках. Мякоть толстая, рыхлая, позже плотная, белая. При разломе от действия воздуха несколько краснеет, особенно в ножке. Пластинки белые, с возрастом слегка красноватые, частые, отделены от ножки коллариумом. Ножка длиной 10—25 см и толщиной 1,5—2 см, беловатая или светло-коричневая, сверху суженная, внизу клубневидно-вздутая, с буроватым подвижным кольцом. Гриб съедобен, с приятным вкусом и запахом. Растет в лесах на перегное с июля по октябрь. Встречается в оранжереях, если занесен с почвой. Иногда он развивается

при полном отсутствии света, как и плодовые тела шампиньонов в шампиньонницах.

Известно, что грибница большинства грибов растет в почве без доступа света, а потребление в свете при образовании плодовых тел у шляпочных грибов очень различны. Одни из них, как указано выше, нормально развиваются при полном отсутствии света. Другим необходимо чередование освещения с затемнением: при полном отсутствии света или, наоборот, при непрерывном освещении плодоношение у них не наступает совсем или образуются уродливые плодовые тела, иногда очень причудливой формы. Такие плодовые тела обычно не дают спор. Чаще всего у них развивается только длинная ножка без шляпки или с крошечной зачаточной шляпкой (рис. 203). Иногда образуются недоразвитые плодовые тела в виде восковидно-плотных бесформенных наплывов. Такие плодовые тела неоднократно находили в погребах, старых колодцах, угольных шахтах и даже в карстовых пещерах. Аналогичные результаты получены в условиях эксперимента с рядом видов шляпочных грибов.

Грибы-зонтики съедобны в молодом возрасте, пока мякоть их еще рыхлая. Употребляют их в свежем виде. На территории СССР их относят к малоизвестным съедобным грибам.

В 1984 г. вышло второе издание Красной книги СССР, в которую впервые были помещены 20 видов редких грибов, подлежащих охране на территории СССР. Среди них и один вид этого небольшого рода — гриб *зонтик девичий* (*M. ruellaris*). Это вид с разорванным ареалом. Он встречается на почве в хвойных и хвойно-широколиственных лесах в Прибалтике, на Украине, в Приморском крае. За пределами СССР отмечен в Западной Европе и Индии. Шляпка диаметром 4—10 см, белая, с волокнистыми треугольными отстающими чешуйками. Гриб появляется в августе—сентябре.

Род Лепиота (*Lepiota*)

Род лепиота очень близок к предыдущему, отличаясь от него несколько меньшими размерами плодовых тел (шляпка диаметром 2—10, редко до 13 см), неподвижным кольцом, наличием чешуек слюдообразной или волокнистой консистенции, отсутствием ростковой поры на спорах. Лепиоты — космополиты, но отдельные виды их имеют несколько более ограниченное распространение в определенной температурной зоне. Наибольшее число грибов этого рода найдено в Центральной и Южной Америке, и, вероятно, такое же большое разнообразие их можно ожидать в Африке, Южной Азии и Океании. Умеренные зоны Северной Америки и Европы бедны лепиотами: этот род тяготеет к жарким, тропическим и субтропическим зонам.

Лепиоты — сапротрофы на почве и раститель-

ных остатках, которые они разлагают. Встречаются они на почве в лесу и на лугах, на живых и мертвых деревьях, на обработанной древесине, на соломе, на отмерших стеблях папоротников, отмерших пальмовых ветвях. Род включает более 50 видов. В этом роде довольно много ядовитых видов. Из числа изученных 7 ядовиты, а из них 3 вида смертельно ядовиты и несколько подозрительны. Не исключено, что среди подозрительных видов также есть и смертельно ядовитые. Есть в этом роде и несколько малоизвестных съедобных видов, например *зонтик мелкощитовидный* (*Lepiota clupeolaria*). Но из-за трудностей определения и наличия в роде значительного количества ядовитых видов использовать их не рекомендуется.

Из числа смертельно ядовитых видов на территории СССР отмечена *L. brunneo-incarnata*. Гриб найден в Средней Азии и на Украине (в окрестностях Донецка). Шляпка его диаметром 2—4, иногда 6 см, плоско- или выпуклораспростертая, со слегка опушенным краем, кремовато- или серовато-коричневая, с вишневым оттенком. Шляпка покрыта темными чешуйками, расположенными концентрическими кругами. В центре шляпки чешуйки часто сливаются, образуя сплошной покров черновато-вишневого цвета. Пластинки свободные, широкие, кремовые, с чуть заметным зеленоватым оттенком. Ножка цилиндрическая, длиной 2—4 см и толщиной 0,5—0,8 см, с поясковидным утолщением в средней части. Вверху ножка белая, в нижней части, особенно у основания, темно-вишневая. Мякоть в шляпке и верхней половине ножки кремовая, в нижней половине ножки вишневая. По некоторым данным, свежие плодовые тела имеют запах фруктов. Сухие плодовые тела обладают очень неприятным запахом. В качестве ядовитого (токсического) начала в грибе обнаружены цианиды. Грибница *L. brunneo-incarnata*, выращенная в чистой культуре, обладает характерным для цианидов запахом горького миндаля. Гриб этот распространен также в Западной Европе. Встречается он в парках, на газонах, на лугах. Плодоносит в июне—августе.

Второй опасный, смертельно ядовитый гриб, обнаруженный также на Украине в окрестностях Одессы, — *L. helveola*. Встречается в июне — августе в парках, на лугах среди травы. Отмечен также в Западной Европе. Шляпка диаметром 2—6 см, охряная, затем с возрастом мясо-красного цвета. Покрыта многочисленными прижатыми чешуйками, близкими к войлочным. Кольцо на ножке отчетливое. Запах гриба слегка сладковатый.

Третий смертельно ядовитый вид — *лепиота пальчатая* (*L. scobinella*). По имеющимся данным, на территории СССР этот вид не найден, но распространен в Западной Европе. Шляпка гриба диаметром 2—5 см, охристо-розовая с винно-коричневыми чешуйками. Ножка с оттенком мясного цвета, вверху белая. Кольцо на ножке выражено

плохо. Пластинки белые, иногда на изломе винно-красноватые. Растет на травянистых местах.

Среди других ядовитых лепиот, распространенных в Европе и встречающихся на территории Советского Союза (Ленинградская область), можно отметить *лепиоту каштановую* (*L. castanea*). Этот гриб растет в лесах, около дорог. Он обладает приятным запахом. Шляпка гриба колокольчатая, позднее округло-выпуклая, диаметром 2—3 см, каштановая или красновато-бурая, жестковолокнисто-чешуйчатая. Мякоть желтовато-белая, иногда под кожицей красноватая. Пластинки свободные, желтовато-белые, при созревании слегка красноватые. Ножка вздута в основании, плотная, длиной 3—4 см и толщиной около 0,5 см, одноцветная со шляпкой, с желтоватыми хлопьями на поверхности. Кольцо белое, узкое, исчезающее.

К числу широко распространенных по всей территории Советского Союза (из несъедобных подозрительных видов) относится *зонтик гребенчатый* (*L. cristata*, табл. 30). В западноевропейских определителях его иногда отмечают как ядовитый. Встречается и в Северной Америке. Растет он с июня по сентябрь — октябрь на лугах, лесных опушках и лужайках, пастбищах. Обладает острым, редечным запахом и неприятным вкусом. Шляпка у молодых плодовых тел колокольчатая, у зрелых — плоско-выпуклая, с выступающим бугорком, диаметром 2—5 см, беловатая, в центре бурая, покрыта концентрическими коричневатыми чешуйками. Мякоть белая, тонкая, при прикосновении слегка краснеющая. Пластинки свободные, белые. Ножка ровная, к основанию немного утолщенная, полая, желтоватая или слабокрасноватая, шелковистая, гладкая, длиной 4—6 см и толщиной 0,3—0,8 см. Кольцо белое или с красноватым оттенком, узкое, при полном созревании исчезает.

Другой широко распространенный несъедобный вид — *зонтик остроchешуйчатый* (*L. acutesquamosa*, табл. 30). Встречается он в Европе и в Северной Америке. Растет в смешанных лесах с августа по октябрь. Имеет слегка горьковатый вкус и острый запах. Шляпка сначала колокольчатая, потом зонтиковидная с выступающим бугорком, диаметром 5—10 см. Окраска светло-ржаво-бурая. Поверхность шляпки покрыта пирамидальными, щетинистыми, заостренными, крупными чешуйками, коричнево-бурыми, более темными, чем окраска шляпки. Мякоть белая, толстая. Пластинки свободные, белые. Ножка плотная, вздутая в основании, с крупным сохраняющимся кольцом. Над кольцом белая, мучнистая, под кольцом желтовато-бурая с темно-бурыми концентрическими чешуйками, длиной 5—12 см и толщиной около 1 см.

Из съедобных видов лепиот с широким ареалом распространения (Европа, Азия, Америка, Австралия) можно отметить *зонтик мелкощито-*

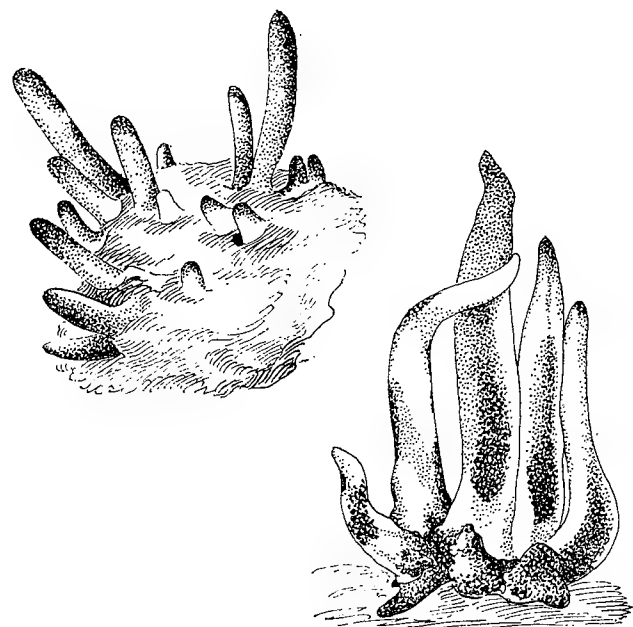


Рис. 203. Развитие плодового тела шляпочного гриба в темноте.

видный (*L. clureolaria*). Относится он к малоизвестным съедобным грибам. Употребляют в пищу его свежим. Растет осенью (август — сентябрь) в лесах, часто образуя «ведьмины кольца». Обладает приятным вкусом и запахом. Шляпка диаметром 4—8 см, колокольчатая у молодых, уплотненная, с выступающим бугром у зрелых плодовых тел. Окраска от белой до желтовато-бурой. Шляпка покрыта концентрическими рядами крупных чешуек, цвет которых варьирует в зависимости от возраста гриба — от белого до красновато-охряного или бурого. Край шляпки в волокнистых или хлопьевидных чешуйках. Мякоть белая, рыхлая. Пластинки белые или желтоватые, свободные. Ножка длиной 6—8 см и толщиной около 1 см, цилиндрическая, иногда расширенная к основанию, одного цвета со шляпкой, выше кольца гладкая, ниже покрыта светлыми хлопьевидными чешуйками. Кольцо хлопьевидное, одноцветное со шляпкой.

Среди охраняемых видов Красной книги СССР — *зонтик древесинный*, или *чешуйница древесинная* (*L. lignicola*). Это редкий вид с разорванным ареалом, иногда встречающийся в Алтайском крае в районе Телецкого озера, в Иркутской области, на юге Приморского края. За пределами СССР найден в Финляндии, США. Гриб с очень чешуйчатой шляпкой яркой желто- или рыже-бурой окраски, диаметром 4—9 см. Один из немногих зонтиков, растущих на древесине, в основном гнилой и даже загнившей, лиственных пород, особенно березы, т. е. это гриб-ксилотроф.

Род Хлорофиллум (*Chlorophyllum*)

К роду лепиота очень близок небольшой род *хлорофиллум* (*Chlorophyllum*), отличающийся от первого зеленоватой окраской спор и пластинок. Основной вид этого рода — *Ch. molybdites* (табл. 31) — распространен в тропической зоне Центральной и Южной Америки, Океании, Азии. Довольно часто встречается в Северной Америке, обнаружен в районе Нью-Йорка и Мичигана. Это очень ядовитый гриб и, попав в пищу, может вызвать тяжелое (даже смертельное) отравление. В некоторых справочниках его называют лепиота Моргана. Растет гриб на земле на открытых местах (реже в лесу), одиночно или группами, иногда образуя «ведьмины кольца». Встречается с июня по октябрь. Шляпка диаметром 8—25 см, мясистая, ломкая. Молодая — шаровидная, зрелая — распростертая или даже вдавленная в центре. Белая с коричневыми чешуйками, которые сливаются вместе в центре шляпки. Мякоть вначале белая, потом становится красноватой, затем желтоватой на изломе. Пластинки широкие, свободные, белые в молодости и зеленые при созревании гриба. Ножка слегка расширена к основанию, беловатая, с волокнистыми буроватыми чешуйками, с большим, часто подвижным кольцом,

длиной 12—16 см. Очень крупный гриб. Он обычен для севера и юго-запада США.

Род Цистодерма (*Cystoderma*)

Небольшой род цистодерма имеет около 15 видов. Очень близок к роду лепиота, отличаюсь только тем, что у цистодермы в зрелом состоянии ножки и шляпки плодовых тел покрыты особым кроющим слоем, состоящим из вздутых клеток, часто значительно перемешанных с продолговатыми клетками. Пластинки у грибов данного рода, в отличие от лепиот, приросшие к ножке, реже с возрастом слегка отстающие. Споры белые тонкостенные. Род цистодерма космополитный, но большее число его видов обитает в тропиках. Практического значения эти грибы не имеют. Среди них есть несколько малоизвестных съедобных грибов. Обитает цистодерма среди мхов, на почве, на гниющей древесине, являясь типичным сапротрофом.

Цистодерма амиантинум (*Cystoderma amianthinum*) съедобна. Растет преимущественно в хвойных, реже смешанных лесах, на почве среди мхов, иногда на лугах. Время плодоношения июль — август. Шляпка диаметром 2—5 см, выпуклая, с бугром и хлопьевидными остатками частного покрывала по краю. Кожица желто-охряная, сухая, зернисто-мучнистая. Мякоть желтоватая, тонкая. Пластинки приросшие к ножке, частые, желтовато-белые. Ножка длиной 3—5 см и толщиной 0,2—0,5 см, одноцветная со шляпкой, с быстро исчезающим кольцом. Плодоносит обильно.

Другой съедобный гриб — *цистодерма зернистая* (*C. granulatum*) — растет преимущественно в смешанных лесах с июля по сентябрь. Шляпка диаметром 3—5 см, яйцевидная у молодых и плоско-выпуклая с бугорком у зрелых плодовых тел. Кожица сухая, мелкозернистая, иногда слабо-морщинистая, красновато-бурая. Мякоть желтоватая. Пластинки почти свободные, кремово-белые. Ножка цилиндрическая, полая, с кольцом. Выше кольца белая и гладкая, ниже — одного цвета и фактуры со шляпкой. Употребляют, как и описанный выше вид, свежей.

Третий съедобный гриб, очень часто встречающийся в конце осени преимущественно в сосновых лесах, — *цистодерма киноварно-красная* (*C. cinnabarinum*), резко заметная своей яркой окраской (табл. 31). Гриб имеет приятный запах и вкус. Шляпка плоско-выпуклая, диаметром 5—8 см, ярко-киноварно-красная (откуда и ее видовое название), с мучнисто-зернистой кожицей и белыми волокнистыми хлопьями по краю. Мякоть желтоватая, а под кожицей — красноватая. Пластинки свободные или слабо приросшие к ножке, белые, частые, ланцетовидные. Ножка цилиндрическая, немного расширенная к основанию, с кольцом. Кольцо узкое, красноватое,

с зернистой поверхностью, исчезающее. Ножка над кольцом белая, под кольцом красная, зернистая. Внутри полая.

Из несъедобных видов с неприятным запахом очень часто встречается *цистодерма шелушистая* (*C. sargcharias*). Растет в хвойных лесах на почве с мая по октябрь. Шляпка диаметром 2—5 см, конусовидная у молодых и плосковыпуклая у зрелых плодовых тел, светло-мясо-розоватая. Кожица сухая, мелкозернистая. Мякоть белая. Пластинки приросшие, белые. Кольцо белое, покрыто мелкими точковидными бородавками. Ножка цилиндрическая, слегка расширенная к основанию, полая. Над кольцом — белая, гладкая, под кольцом — зернисто-чешуйчатая, мясо-розовой окраски, как и шляпка, длиной 3—6 см и толщиной 0,3—0,5 см.

Род Феолепиота (*Phaeolepiota*)

Феолепиота близка к роду цистодерма. Шляпка, ножка и нижняя поверхность крупного перепончатого кольца покрыты мучнистым легко снимающимся налетом, состоящим из крупных расширенных клеток — сфероцист. От цистодермы феолепиота отличается более крупными размерами плодового тела, желтой или ржаво-желтой окраской спор, с пунктированной оболочкой.

Хорошо изучен вид — *феолепиота золотистая*, или *зонтик золотистый* (*Phaeolepiota aurea*, табл. 31). Встречается этот очень яркий гриб с августа по октябрь на почве среди травы в лесах, парках, насаждениях кустарников. Он обитатель умеренных зон Северной Америки, Европы, Азии. Распространен и в Советском Союзе. Весь гриб золотисто-желтый, иногда с оранжево-красным оттенком, очень крупный. Шляпка диаметром 5—25 см, плоско-выпуклая, гладкая или мелко-чешуйчатая, в центре обычно более темноокрашенная. Мякоть белая или желтоватая. Пластинки, приросшие к ножке, сначала светло-желтые, позже ржаво-коричневые. Ножка цилиндрическая, в середине иногда несколько вздутая, светло-бурая или одноцветная, со шляпкой, диаметром 6—25 см и толщиной 1—5 см. Вверху над кольцом она с хлопьями, под кольцом — гладкая. Кольцо широкое, пленчатое, с ржавым налетом и радиальными полосками на его верхней стороне. Гриб съедобен.

СЕМЕЙСТВО НАВОЗНИКОВЫЕ, ИЛИ КОПРИНУСОВЫЕ (COPRINACEAE)

Семейство навозниковых объединяет виды грибов, отличающихся темноокрашенными спорами: черными, оливково- или фиолетово-коричневыми, темно- или красновато-бурыми. Растут они в основном на богатой перегноем почве, часто на навозе или листовом опаде и мертвой древесине.

В большинстве они сапротрофы, и лишь отдельные виды из них паразитируют на живой древесине или шляпочных грибах. Часто встречаются они в местах, связанных с деятельностью человека, на обогащенной перегноем почве: на пастбищах, около животноводческих ферм, в огородах, садах, парках и т. д. В лесах поселяются грибы, обитающие на древесине (чаще на пнях) и листовом опаде. Все они принимают активное участие в разложении растительных остатков.

Плодовые тела различных размеров. Шляпка чаще колокольчатая, окраска их беловато-сероватых или желтовато-коричневых оттенков. Мякоть или сухая или от мясистой до пленчатой. Часто очень хрупкая, ломкая. У грибов ряда видов рода *копринус* (*Coprinus*) при созревании расплывается в чернильно-черную жидкость. Ножка центральная. Пластинки от свободных до почти нисходящих по ножке, с параллельными сторонами или почти конусообразные на разрезе. Есть грибы с частным покрывалом, с общим, с частным и общим покрывалами. Обычно покрывала быстро исчезают, часто не оставляя кольца на ножке.

Семейство содержит 4 рода: наиболее типичный и обширный — род копринус с быстро расплывающейся шляпкой; близкий к нему тоже большой род псатирелла с не расплывающейся, а медленно загнивающей шляпкой и 2 малочисленных рода — панеолус с пятнистыми пластинками и анеллария с сохраняющимся колечком на ножке.

Род Копринус (*Coprinus*)

Родовое название этих грибов — копринус (*Coprinus*) происходит от греческого слова «копрос» (*copros*), что значит «навоз». Отсюда второе очень распространенное название этого рода — навозники. Грибы, поселяющиеся на навозе, называют копрофиллами. К этой экологической группе грибов относятся и многие копринусы. Всего род включает около 200 видов. Они являются космополитами и распространены почти по всему земному шару. Виды этого рода селятся на навозе травоядных животных, хорошо удобренной почве, на разрушающихся пнях и других растительных остатках. Поэтому они часто встречаются в садах, огородах, на мусорных кучах, около животноводческих ферм, на лугах, где пасется скот. Эти грибы поселяются и в городах (они в изобилии бывают в парках, на газонах скверов). Встречаются они и в лесу, особенно на опушках, куда заходит при пастыбе скот. Более мелкие виды (например, *Coprinus disseminatus*) обильно покрывают полуразложившиеся пни.

Шляпка правильной формы, в молодом возрасте чаще колокольчатая. В зависимости от вида она может быть и гладкая, и хлопьевидночешуйчатая, и волокнистая, и радиально-рубчатая. По окраске — белая, серая, желтоватая. Ножка обычно центральная. Плодовое тело в целом тон-

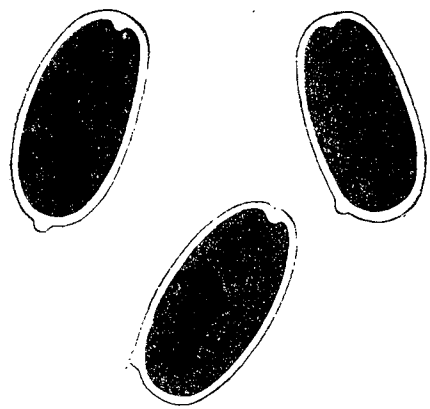


Рис. 204. Споры навозников (копринусов).

комьясисное. Общее и частное покрывала чаще отсутствуют или быстро исчезают. И лишь у немногих видов может быть кольцо в средней части ножки, таков *навозник серый* (*C. atramentarius*), или кольцо и мешковидное влагалище у ее основания, как у *навозника белого* (*C. comatus*). Пластинки свободные, сначала белые, потом серые или фиолетовые и наконец чернильно-черные. Иногда пластинки срастаются, образуя сверху вокруг ножки кольцевидное утолщение — *к о л л а р и у м* (у *C. plicatilis*). Спорный порошок, от которого зависит цвет пластинок, черный или темно-коричнево-фиолетовый (рис. 204).

Грибы навозники обладают целым рядом интересных особенностей. Среди грибов — они эфемеры. Растут и созревают так быстро, что соперничать с ними в этом не может ни один гриб. Жизнь мелких видов чрезвычайно коротка. Замеченные вечером, прожив всего лишь одну ночь, они к утру исчезают. Развитие более крупных видов, например навозника белого, протекает немного дольше. Но и у него уже через 48 ч после образования плодового тела шляпка чернеет и расплывается в черную жидкую массу, содержащую многочисленные споры. Это явление называется *а в т о л и з о м* (табл. 32). Созревание базидиоспор, находящихся на пластинках копринусов, начинается с нижнего края шляпки. Именно с него начинается и автолиз, благодаря чему шляпка постепенно снизу вверх укорачивается. Это связано с тем, что у многих видов копринуса шляпка не вполне раскрывается и остается колокольчатой, а пластинки не суживаются к свободному концу. Все это затрудняло бы опадение спор. В связи с этим созревание и опадение спор идет у них не одновременно, а последовательно снизу вверх.

По мере созревания и опадения спор край шляпки автолизируется и не мешает опадению выше лежащих спор. У грибов с широко раскрывающейся шляпкой автолиз выражен слабее.

Сажисто-черная масса расплывшейся шляпки некоторых видов (в частности, навозники белый и серый) — основной источник так называемых копринусовых чернил, состоящих из суспензии спор гриба в воде, гуммиарабика и некоторых других веществ. Они используются для ретуши в фотографии и в особых случаях для письма и рисования. Подлинность написанного такими чернилами текста или рисунка всегда можно установить по наличию в них спор гриба, что имеет значение для устранения подделок в особо важных документах. Поэтому навозников еще называют чернильными грибами.

У некоторых навозников запах расплывающейся шляпки привлекает мух, которые, садясь на нее, разносят пристающие к ним споры.

Плодовое тело мелкого копринуса (*C. sterquilinus*, со шляпкой диаметром 2—6 см) образует 100·10⁶ спор, крупного (*C. comatus*, со шляпкой диаметром 6—15 см) — 5200·10⁶ спор. Таким образом, энергия размножения этих грибов огромна.

Копринусы хорошо растут в культуре и благодаря этому послужили объектом многочисленных экспериментальных исследований по биологии грибов: изучение гомо- и гетероталлизма, распределения полов, наследования пола и других свойств, отношения к температуре, свету и влиянию этих факторов на образование плодовых тел; изучение химического состава и обмена веществ у грибов и т. д.

Особый интерес в настоящее время представляют ферменты этих грибов. У копринусов, растущих как сапротрофы на древесных остатках, на лесной подстилке, на старых компостах, разлагающих эти субстраты, особый интерес представляют ферменты целлюлазы, с помощью которых гриб разлагает и усваивает клетчатку. Установлено, что для некоторых видов *Cortinarius* вполне пригодным субстратом являются древесные опилки, что уже находит применение в процессах биологической переработки древесных отходов. Наиболее перспективны в этом отношении виды *C. domesticus*, *C. radians*, *C. micaceus* — продуценты высокоустойчивых, активных целлюлаз.

Первые испытания по получению органических удобрений из отходов древесины с использованием *C. domesticus* были проведены в СССР в 1966 г. и дали положительные результаты. Компост из опилок, полученный при участии гриба и внесенный в почву, в 3 раза повысил урожай салата. В ряде работ показано, что виды рода копринус входят в состав микофлоры, обуславливающей разложение растительных остатков некоторых сельскохозяйственных культур (капусты и др.), и принимают участие в разложении органических веществ в окультуренных почвах.

Учитывая все сказанное, можно констатировать, что копринусы принимают самое активное участие в разложении органических веществ и,

следовательно, в общем круговороте веществ в природе.

Навозник серый (табл. 32) обладает интересным свойством. По данным чешских и французских микологов, он является хорошим противоалкогольным средством. После его употребления в пищу в течение довольно длительного времени употребление спиртных напитков вызывает временное отравление, симптомы которого вскоре проходят. Действующее вещество серого навозника — тетраэтилгурамиддисульфид — окисляет вводимый в организм спирт. Это вещество получено синтетическим путем и применяется под названием «антабус».

Ряд навозников является хорошими, но мало известными съедобными грибами: навозник белый, навозник мерцающий и навозник настоящий. Их собирают как первоклассные съедобные грибы. Мякоть их сладкая, нежная, белая, без сока, обладает очень приятным вкусом. Но собирать эти грибы нужно только в молодом возрасте, когда пластинки их еще чисто-белые, и тут же быстро приготавливать грибы. Потемневшие грибы в пищу непригодны. Выращивание их для пищевых целей невозможно из-за очень быстрого созревания и автолиза, препятствующих транспортировке.

Некоторые виды копринусов известны как сорняки или сорные грибы на грядках, приготовленных для выращивания шампиньонов. Они развиваются и появляются значительно раньше шампиньонов и, по мнению некоторых шампиньоноводов, вредят шампиньонам, забирая из субстрата часть питательных веществ. Но, с другой стороны, их появление на шампиньонных грядках служит показателем того, что субстрат для шампиньонов — компостированный навоз — подготовлен хорошо.

Один из самых распространенных видов рода — *навозник белый*, или *лохматый* (*C. comatus*, табл. 32). Этот гриб — постоянный обитатель огородов, парков, выпасов, мусорных участков около домов. На навозе или перегнойной почве сначала появляется белое яйцо. Затем общее покрывало разрывается, и вырастает белый, похожий на колокольчик, очень крупный гриб. Ножка длиной 15—20 см и толщиной 1,5—2,5 см, в основании утолщенная и слабокорневидно-вытянутая, белая, шелковистая, блестящая, полая. Вверху с белым подвижным кольцом и в основании с белым мешковидным влагалищем. Шляпка диаметром 5—10 см, тоже белая. Край шляпки разрывается, разлохмачивается. Также разлохмачивается кожа на поверхности шляпки, отчего она вся покрыта концентрически расположенными широкими желтоватыми чешуйками. И мы видим очень крупный лохматый неопрятный гриб на длинной ножке. Пластинки свободные, сначала белые, затем они быстро краснеют, чернеют и наконец расплываются вместе с мякотью шляпки

в черную жидкость. В молодом возрасте, до почернения тканей, гриб съедобен и имеет хороший вкус. Во Франции осуществлены успешные попытки его выращивания в пищевых целях.

Другой съедобный копринус — *навозник мерцающий* — растет обычно большими скученными группами на пастбищах, огородах, около гнилых пней. Его колокольчатая шляпка диаметром 3—6 см, рыжая, желто-ржавая, книзу волокнисто-полосатая, покрыта блестящими, позже исчезающими чешуйками (поэтому он и получил название «мерцающий»). Мякоть гриба палевая. Пластинки ланцетовидные, слабо приросшие к ножке, сначала белые, затем темно-коричневые и черные. Ножка полая, ровная, шелковисто-волокнистая.

Непосредственно на навозных кучах и в старых парниках растет *навозник настоящий* с яйцевидной пепельно-серой шляпкой.

Съедобным, с указанной выше оговоркой о противоалкогольных свойствах, является и *навозник серый* (*C. atramentarius*, табл. 32). У него сначала яйцевидная, а затем ширококолокольчатая шляпка диаметром 5—10 см, серая, на вершине коричневая с бурными мелкими чешуйками. Край шляпки растрескивается. Пластинки широкие, свободные, сначала белые, затем краснеющие и под конец черные. Ножка длинная, 10—20 см, внутри полая, белая, гладкая. У основания слегка буроватая, с белым, быстро исчезающим кольцом. Растет этот гриб на выгонах, в садах и огородах. Вкус его сладковатый, приятный. Из несъедобных более мелких видов чаще всего встречается *навозник домовый* (*C. domesticus*). Он растет в садах у изгородей, а также у жилых построек, иногда выступая даже из щелей полов старых деревянных строений. Шляпка сначала яйцевидная, потом колокольчатая, полурапростертая, серовато-коричневая, а в центре темно-бурая, мучнисто-чешуйчатая, диаметром 3—6 см. Пластинки приросшие, белые, потом красновато-мясные и наконец черно-коричневые. Ножка ровная, полая, длиной 5—8 см и толщиной 0,3—0,8 см, белая, шелковисто-серебристая.

На пастбищах, на лугах, в садах и около дорог растет голубовато-серый навозник с радиально-складчато-полосатой шляпкой (*C. plicatilis*). Самая вершина шляпки коричневая. Пластинки редкие, сначала палевые, потом серые и наконец черные. Подходя к ножке, пластинки срастаются между собой, образуя в ее верхней части колечко (коллариум). Размеры гриба небольшие: шляпка диаметром 1—3 см, ножка высотой 3—8 см и толщиной 0,2 см. Один из самых мелких навозников — *рассеянный* (*C. disseminatus*). Шляпка диаметром 1—2 см, а часто и еще меньше, округло-колокольчатая, сначала беловатая, потом светло-пепельно-серая. Обычно складчато-полосатая. Ножка длиной 2,5—6 см и толщиной 0,2 см, нежная, ломкая, внизу с белым хлопье-

видным сплетением мицелия. Растет этот гриб большими скученными группами, обычно на пнях или около них с начала весны и до конца лета.

Род Псатирелла (Psathyrella)

Род *псатирелла* (Psathyrella) очень близок к роду копринус. Он включает около 90 видов. Грибы очень сходны по внешнему виду с видами копринусов, но, в отличие от них, при созревании не расплываются в жидкую чернильную массу, а медленно загнивают. Покрывало развито слабо и едва заметно на ранних стадиях развития плодового тела. Шляпка колокольчатая, тонкомясистая. Мякоть белая. Ножка хрящеватая, без кольца. Пластинки свободные или приросшие. Споры с толстой оболочкой, черные или темно-коричневые.

Растут эти грибы как сапротрофы на гнилой древесине, особенно часто на пнях, почве, навозе и в меньшем числе как паразиты на живой древесине и шляпочных грибах. В субстрате образуют короткие, но довольно толстые мицелиальные тяжи — ризоморфы. По распространению — космополиты. Съедобны 2 вида:

Псатирелла Кандолля (Psathyrella candolleana), который считается отличным по своим вкусовым качествам грибом. Но используется он мало, причем более известен в Северной Америке, чем в Европе. Шляпка этого гриба диаметром 4—7 см, ширококолокольчатая, радиально-морщинистая, кремовая, буроватая. Пластинки сиренево-серые, потом почти черные. Ножка длиной 7—10 см, трубчатая, белая или кремовая, сверху пушистая от мелких чешуек. Растет этот довольно крупный гриб группами на земле, на древесине лиственных пород и на живых деревьях, образуя под их корой ризоморфы. Плодоносит летом и осенью.

Другой съедобный гриб — *псатирелла бурая* (P. fusca). Растет часто большими скученными группами на пнях и около них, а также на стволах живых лиственных пород. Шляпка сначала яйцевидная, потом распростертая, с бугром на вершине, с загнутым вверх краем, диаметром 5—8 см. Окраска светло-буровато-желтая или светло-охряная. Поверхность морщинистая или мелкочешуйчатая, с возрастом — гладкая. По краю шляпки белые повисающие хлопья от частного покрывала. Мякоть белая, рыхлая. Пластинки приросшие, сначала белые, затем буровато-фиолетовые. Ножка полая, ломкая, сверху мучнистая.

Весной и в начале лета вдоль лесных дорог, тропинок, на полях преимущественно на песчаной почве обильно появляется *псатирелла бархатистая* (P. velutina). Это крупный гриб, со шляпкой диаметром 6—10 см. Шляпка золотисто-или рыже-буровато-коричневая, бархатисто-войлочная благодаря покрывающим ее волокнистым чешуйкам, полушаровидная, позже распростертая, тонкомясистая. По краю с желтоватыми

хлопьями — остатком частного покрывала. Пластинки шоколадно-коричневые и позже фиолетово-черные с белым краем. Они выделяют капли прозрачной жидкости, отчего выглядят пятнистыми. Поэтому гриб называют еще плачущим. Ножка полая, грязновато-белая с коричневыми, тоже волокнистыми чешуйками. На ней обычно остается след от быстро исчезающего кольца. По некоторым данным гриб ядовит. Обычно же в определителях он обозначен как подозрительный.

Многие другие виды интересны своими местобитаниями. Например, P. trepida селится на болотах. Это небольшой гриб с ширококолокольчатой шляпкой диаметром 2—3 см, темно-кофейно-коричневого цвета, водянистый, очень ломкий. Ножка почти белая, водянистая, прозрачная. Пластинки, приросшие к ножке, вздутые в середине, сначала серые, затем темно-коричневые.

Псатирелла карликовая (P. pugnata), с тонкоперепончатой серой полупрозрачной шляпкой диаметром 1—1,5 см, встречается большими группами на земле в оранжевых.

На корнях отмирающих виноградных лоз поселяется *псатирелла виноградная* (P. ampelina). Это гриб на длинной (6—12 см) прямой белой ножке, переходящей в ризоморфу. В основании ножка волосистая. Шляпка диаметром 2—3 см, коническая, светло-коричнево-бурая. Пластинки розовато-фиолетовые, потом с возрастом серо-коричнево-пепельные.

На жирных пастбищах и по колеям лесных дорог часто и обильно растет *псатирелла наклонная* (P. prona) на изогнутой ножке с колокольчатой кофейно-буровой водянистой шляпкой диаметром 0,5—1,5 см.

Род Панеолус (Panaeolus)

Род *панеолус* (Panaeolus) с тонкошелковистым частным покрывалом, быстро исчезающим, т. е. без кольца на ножке, с приросшими к ножке пластинками, пятнистыми от темноокрашенных спор. Шляпка диаметром 1—4 см, сероватая или желто-глинистая. Субстрат для этих грибов — навоз, гнилая солома, перегнойная почва. Встречаются они чаще всего на пастбищах, а также в садах, огородах и парках. Ареал космополитный. В роде 6 видов, все они несъедобны.

Panaeolus sphinctrinus с красноватой мякотью и P. papilionaceus с беловатой используются как источники наркотических средств некоторыми индейскими племенами в Центральной Америке наряду с другими грибами, обладающими таким же наркотическим и галлюциногенным свойством. В больших дозах они смертельно ядовиты. Они часто появляются как грибы-сорняки на шампиньонных грядах, но существенного вреда, вероятно, не приносят.

Интересно отметить, что во многих видах рода панеолус найдено вещество индольной природы —

серотонин (5-окситриптами). Он встречается и в животных организмах, где его основная функция — регулирование тонуса почечных сосудов. В грибах из разных родов найдены производные бетаина — четвертичного аммониевого основания — тригонеллин и гомарин, которые также были известны раньше только в животных объектах. Здесь обнаруживается одна из сходных черт обмена веществ у грибов и животных. Известно также, что запасное вещество в клетках грибов — гликоген — тоже характерно для животной клетки и не встречается у большинства других растений. В клеточной оболочке большинства грибов содержится не целлюлоза, как это характерно для растений, а хитин — вещество, близкое по составу к хитину насекомых. На основании таких фактов выдвинута гипотеза, что грибы более близки животным организмам, чем растительным, и их предлагают выделить в самостоятельное царство грибов Mycota наряду с царствами растений и животных.

Род Анеллярия (Anellaria)

В отличие от других родов семейства навозников у анеллярии почти постоянно сохраняется на ножке перепончатое кольцо. Шляпка колокольчатая, тонкомясистая, диаметром 3—6 см. Пластинки свободные, реже слабоприросшие к ножке. Растут на конском навозе или перегнойной почве на полях, в садах, на тучных лугах. Род включает два вида, являющихся космополитами и обитающих от полярного круга до экватора во всех странах света. Оба вида съедобны.

Наиболее часто встречается *анеллярия полуяйцевидная* (Anellaria semiovata). Гриб довольно крупный, шляпка диаметром 3—5 см, глинисто-беловато-желтоватая, яйцевидно-колокольчатая. Мякоть тонкая, беловатая. Ножка цилиндрическая, очень длинная (5—20 см), толщиной около 1 см. Растет гриб на перегное и конском навозе с весны до осени.

Гриб A. sepulchralis особенно распространен в Океании и далее на восток до Америки, где встречается с севера штата Мичиган в США до юга Аргентины. Он, так же как и указанные выше виды панеолуса, обладает галлюциногенным свойством.

СЕМЕЙСТВО СТРОФАРИЕВЫЕ (STROPHARIACEAE)

Семейство строфариевых объединяет роды грибов, отличающиеся характерной окраской спор: преимущественно пурпурно-коричневой или с лиловым оттенком — от черно-лилового до светло-коричнево-лилового. В основном это сапротрофы на древесине (роды фоллиота и гифолома), травянистых растительных остатках (роды псилоцибе и строфария), а также на почве (преимущественно

грибы рода строфария). Есть среди них и паразиты на живых деревьях. Большинство из них — активнейшие разрушители древесины и растительных остатков, особенно валежника в лесу. Здесь они выполняют важнейшую функцию разрушения древесных остатков, участвуя в круговороте веществ. Встречаются они чаще всего в лесах, парках, реже на открытых травянистых местах: лугах, пастбищах, на болотах среди мхов. Плодовые тела этих грибов имеют различные размеры; шляпки диаметром от 1—2 до 15—20 см. Окраска шляпок также очень разнообразна (сине-зеленая, золотисто-коричневая, красновато-коричневая, желтая и т. д.). Консистенция плодовых тел в основном мягкомясистая. Ножка центральная, реже эксцентричная. Пластинки от полусвободных до полностью приросших к ножке или слегка сходят по ней. Кольцо на ножке может отсутствовать. Общего покрывала (вольвы) нет. По распространению в основном космополиты.

Семейство включает 5 родов (насчитывающих в основном от 15 до 30 видов): строфария, псилоцибе, гифолома, фоллиота, а также один небольшой род кюнеромицес, включающий всего 2 вида. Некоторые систематики выделяют еще один род — *пахилепириум* (Pachylepyrium) с одним видом P. funariophilum, который поселяется на пожарах обычно среди дерновинки зеленого мха Funaria hygrometrica.

Род Строфария (Stropharia)

Родовое название этих грибов происходит от греческого слова strophos («строфос»), означающего «пояс», «перевязь», и обусловлено наличием у видов этого рода крупного, долго сохраняющегося пленчатого кольца на ножке. Род содержит около 15 видов. По ареалу они почти космополиты, по способу питания — сапротрофы. Поселяются эти грибы на земле (Stropharia aeruginosa, табл. 30), на древесине (S. hornemannii), на различных растительных остатках (S. rugosannulata), некоторые (копрофилы) растут на навозе (S. semiglobata), встречаются на лугах, в степях, в различных типах леса.

Шляпка строфарии полушаровидная, более или менее мясистая, клейкая, чаще слизистая, водянистая, очень редко сухая. По окраске — желтоохряных или реже зеленовато-серых оттенков. Ножка обычно центральная. У молодого плодового тела всегда имеется частное покрывало. При разрывании шляпки оно остается в виде кольца на ножке. Пластинки, приросшие к ножке, сначала светлоокрашенные, потом темнеющие до почти черных.

Некоторые грибы этого рода считают съедобными, но обычно их не собирают. Так, вполне съедобным видом является *строфария сине-зеленая* (S. aeruginosa), хотя в некоторых справочниках ее снабжают пометкой подозрительного гриба,

Растет она на почве в различных лесах, на пнях, особенно хвойных пород, на пастбищах, среди органического мусора на свалках. Встречается с августа и до поздней осени. Этот гриб обладает редкой среди грибов четко выраженной сине-зеленой окраской шляпки и ножки, голубоватой мякотью. Вероятно, эта необычная окраска является одной из причин, по которым к нему относятся с предубеждением. Шляпка диаметром 3—8 см, ширококолокольчатая, потом распростертая, синева-зеленоватая, с белыми хлопьями по краю (остатки частного покрывала). Кожица шляпки слизисто-клейкая. Пластинки сначала сине-зеленые, цвета шляпки, затем дымчато-серые, и, наконец, фиолетово-бурые, с белым краем. Выше кольца ножка гладкая, под кольцом покрыта белыми хлопьевидными исчезающими чешуйками. Растет гриб небольшими группами, реже одиночно. Употребляют в пищу его в свежем, маринованном и соленом виде.

Другой малоизвестный съедобный гриб — *строфария с морщинистым кольцом*, или *кольцевик* (*S. rugoso-annulata*, табл. 30), цвет его шляпки варьирует от серо-коричневой до каштаново-красной. Цвет пластинок изменяется от серо-голубого у молодых плодовых тел до черно-фиолетовых у зрелых. Диаметр шляпки в среднем 8—10 см, в отдельных случаях может превышать 25 см. Ножка желтовато-серая, с двойным кольцом, верхний слой которого белый, гофрированный, чем обусловлено и название гриба. Грибы крупные. Масса одного плодового тела может достигать 1 кг. Плодоносит в естественных условиях с августа по октябрь. Вкус гриба приятный. Известен он во Франции, в Германии, Японии, а также в Северной и Южной Америке. Приурочен он к средним широтам. Для СССР отмечен в Приморье. Встречается он редко и необильно, в основном на лугах, но бывает и на полях, в местах, где в земляных ямах хранится картофель. Этот гриб — типичный почвенный сапротроф. Он не является микоризообразователем и никогда не встречается в лесах и рощах. Его природный субстрат — хорошо удобренная почва, растительные остатки.

С 1969 г. строфария с морщинистым кольцом стала одним из культивируемых грибов. Учитывая большой интерес грибодов-любителей, специалисты Германии решили подыскать такой гриб, который был бы не требователен к условиям выращивания и который можно было бы легко культивировать в небольших хозяйствах. После ряда экспериментов остановились на этой строфарии как на наиболее подходящем объекте. Первые же опыты в закрытом грунте и на открытых делянках показали, что этот гриб имеет некоторые преимущества перед широко распространенным в культуре двуспоровым шампиньоном. Во-первых, субстрат для этого гриба (солома всех видов и отходы льна) легкодоступен и де-

шев. Во-вторых, субстрат не требует специальной подготовки (компостирования) и нуждается только в увлажнении. В-третьих, гриб устойчив к высокой температуре, низкой влажности воздуха и т. д., поэтому его можно выращивать не только в закрытых помещениях, но и в открытом грунте, делая легкие укрытия. Посадочным материалом является свежая стерильная грибница, выращиваемая в специальной лаборатории. Расход грибницы — 1 кг на 1,5 м² соломенной гряды. Средний урожай грибов 3—4 кг на 1 м². Широкие опыты, проведенные в различных местах, позволили разработать рекомендации к ведению этой культуры. Совершенствование технологии выращивания этой строфарии продолжается (табл. 33). К работе по ее освоению широко привлекаются грибодовы-любители. Будущее этого гриба, вероятно, за небольшими хозяйствами и грибодовыми-любителями, в то время как будущее шампиньоноводства — за крупными специализированными предприятиями.

Ядовитым представителем этого рода является гриб с очень крупным плодовым телом — *строфария Хорнеманна* (*S. hornemannii*). Растет гриб в хвойных лесах на почве, у основания пней и даже на разлагающейся древесине. Шляпка его диаметром 4—12 см, слизистая, гладкая. У молодых экземпляров она желто-коричневая, у зрелых — лилово-темно-серая. Мякоть белая. Пластинки сначала белые, к зрелости почти черные с фиолетовым оттенком. Ножка белая, с белым буреющим кольцом. Ниже кольца ножка покрыта крупными белыми хлопьевидными чешуйками, обычно сохраняющимися.

Одним из немногих копрофилов, поселяющихся на навозе домашних и диких травоядных животных, является *строфария полушаровидная* (*S. semiglobata*) — небольшой гриб, в отличие от описанных выше со шляпкой диаметром 1—4 см, на тонкой, длинной ножке. Шляпка гриба полушаровидная, окрашена очень ярко; лимонно-желтая или охряная, очень слизистая и клейкая. Пластинки, приросшие к ножке, в зрелости буро-лиловые.

Этот гриб встречается довольно часто на полях, лесных дорогах и тропинках и в других местах с унавоженной жирной почвой или прямо на навозе.

Род Псилоцибе (*Psilocybe*)

В настоящее время род *псилоцибе* (*Psilocybe*) насчитывает около 20 видов. При этом американские и азиатские виды изучены слабо. Виды этого рода являются космополитами и широко распространены почти по всем континентам. Грибы рода *псилоцибе* — сапротрофы. Поселяются они на почве, отмерших ветвях и стеблях растений, встречаются на опилках, многие обитают на сфагновых болотах, торфе, навозе. Встречаются в лесу на

лесном перегное. Характерная черта многих грибов — обитание на заболоченной почве. Поэтому они относятся к геллофитным видам.

Окраска шляпки красноватая, желтая или оливковая. Шляпка сухая или водянистая, в зависимости от местообитания гриба. Пластинки, приросшие к ножке или слабо нисходящие по ней. Споры буро-фиолетовые, эллипсоидальные или зерновидные. Покрывало едва заметно или совсем отсутствует. Ножка хрящеватая.

Съедобных грибов в этом роде нет. Однако они имеют своеобразное применение. В некоторых рукописях XVI — XVII вв., в которых описывается исчезнувшая культура ацтеков, есть упоминание об индейских ритуальных обрядах, в связи с которыми употребляли грибы, вызывающие галлюцинации. Галлюциногенные свойства некоторых грибов были известны жрецам майя в древней Мексике, которые использовали их при религиозных церемониях. Эти грибы употребляются в Центральной Америке очень давно. Индейцы считают их божественными грибами. Найдены даже каменные изображения грибов, почитавшихся индейцами как божества.

Из грибов, относящихся к роду *псилоцибе*, было выделено галлюциногенное вещество, названное *псилоцибином*. В настоящее время за рубежом это вещество синтезируют и применяют для лечения некоторых психических заболеваний. Однако вещество *псилоцибин* становится очень опасным галлюциногенным средством, если его используют не в лечебных целях, без врачебного контроля.

К настоящему времени *псилоцибин* найден у некоторых грибов из родов *панэолус*, *строфария*, *анеллярия*. К галлюциногенным грибам сейчас относят около 25 видов, из них 75% составляют представители рода *псилоцибе*, например *Psilocybe caerulescens*, *P. semilanceata*, *P. pelliculosa*, *P. cubensis*.

Кроме *псилоцибина* в галлюциногенных грибах присутствует еще одно вещество, обладающее также психотропным действием, — *псилоцин*, близкий по строению к *псилоцибину*. В грибах родов *строфария* и *псилоцибе*, так же как и в роде *панэолус*, обнаружены индольные производные (триптами и др.), которые обладают антикоагулирующим действием на растворы фибриногена.

К видам, растущим на сырых, заболоченных местах и являющихся там обычными, относится *псилоцибе темно-бурая* (*P. atrobrunnea*) с колокольчатой водянистой шляпкой диаметром 3—5 см. Пластинки, приросшие к ножке, позже отстающие от нее, редкие, толстые, буровато-серые, с белым краем. Вкус и запах редечный или мучной. Растет гриб среди сфагновых мхов.

На таких же торфяных болотах и заболоченных лугах, в лесах среди мхов распространена *псилоцибе влажная* (*P. raupera*). Это мелкий гриб с распростертой рыжевато-бурой шляпкой

диаметром 1,5—3 см, имеющей на вершине выступающий округлый бугорок более темной окраски. Пластинки, приросшие к ножке, серовато-фиолетовые. Ножка полая внутри, ржаво-коричневая, сверху более светлая, волокнистая.

На пастбищах и вересчатниках встречается *псилоцибе вересковая* (*P. ericaceae*). Шляпка этого гриба выпуклая или колокольчатая, в центре вдавленная, диаметром 2—4 см, коричневая или темно-бурая с желтым оттенком, слегка слизистая, с белыми хлопьями по краю. Пластинки, приросшие к ножке, широкие, вздутые, суженные к концам и с белым краем. Окраска их желто-бурая, потом почти черная.

Псилоцибе копрофильная (*P. coprophila*) — типичный копрофильный гриб, поселяющийся на коровьем навозе, на пастбищах. Шляпка распростертая, с бугром, диаметром 2—4 см, красновато-коричневая, гладкая, слабослизистая. Мякоть белая, тонкая. Пластинки выемчатые, слабонисходящие по ножке, очень широкие, частые, синева-серые, позже темнеющие. Ножка слабо утолщена внизу, палевая, мучнистая сверху.

В лесах, на пастбищах и по окраинам дорог обитает тоже галлюциногенный гриб с очень характерным строением — *псилоцибе полуланцетовидная* (*P. semilanceata*). Шляпка у него коническая, потом слабораспростертая, с острым бугром, диаметром 1—5 см, желтовато-зеленоватая, потом темнеющая, коричневатая, с отделяющейся в виде слизистых пленок кожицей. Пластинки узкие, приросшие к ножке, частые, сначала светло-кремовые, а по созревании темно-пурпурно-фиолетовые.

Род Гифолома, или ложноопенок (*Hypoholoma*)

В основном эти грибы — сапротрофы на древесине и валежнике. Иногда встречаются они и как паразиты. Некоторые из них растут среди сфагнума, осок, зеленых мхов (в частности, среди кукушкина льна).

Часть грибов встречается на лесной почве в хвойных лесах среди опавшей хвои, например *гифолома окаймленная* (*Hypoholoma marginatum*). Некоторые грибы поселяются в лесу на местах старых костров. Род включает около 20 видов. По распространению они преимущественно космополиты. Европейские виды изучены хорошо. Гифолома встречается также в Северной Америке и в большей части Азии. Более детальное изучение рода, несомненно, увеличит число его видов в будущем.

Шляпка этих грибов диаметром 3—10 см, окраска ее чаще яркая, оранжево-желтая или кирпично-красная, реже буроватая. Ножка без кольца. Вкус у многих грибов горький.

Относительно съедобности и ядовитости некоторых грибов данные очень противоречивые. В основном можно считать, что съедобных грибов

в роде ги́фолома нет. Однако по данным крупнейшего специалиста по шляпочным грибам Р. Зингера, *ложноопенок кирпично-красный* (*H. sublateralitum*, табл. 32) употребляют в пищу в Европе (Италия) и в Северной Америке. В отечественной литературе он обозначен как ядовитый и очень горький. *Ложноопенок серно-желтый* (*H. fasciculare*) является, безусловно, ядовитым грибом (табл. 31). В литературе зафиксированы факты отравления этим грибом при случайном употреблении его в пищу вместе с *настоящим опенком* (*Armillariella mellea*) и *летним опенком* (*Kuehneromyces mutabilis*). Вероятность попадания ядовитых грибов при сборе опят (особенно настоящих и летних опят) очень велика. Это определяется сходством их местообитания (на древесине), характером роста (большими группами), внешним морфологическим сходством и сроками плодоношения. От настоящего осеннего опенка отличается окрашенными спорами (у первого они белые). От летнего опенка серно-желтый отличается оттенком окраски спор (у первого они коричневые или бурые, а у серно-желтого опенка они имеют хорошо выраженный зеленоватый оттенок).

Серно-желтый опенок относят к группе ядовитых грибов, вызывающих расстройства пищеварительных органов. Химическая природа веществ, обуславливающая ядовитость серно-желтого опенка, до сих пор не установлена.

Ложноопенок кирпично-красный, которого также лучше избегать при сборе грибов, легко можно узнать по типичному яркому, красноватому оттенку шляпки, особенно на ее вершине.

Поскольку большинство грибов рода ги́фолома обитает на древесине и валежнике, они играют большую роль в разрушении древесины. В отдельных случаях они могут быть причиной гибели ослабленных деревьев, особенно в питомниках.

Один из очень распространенных видов — это указанный выше ядовитый серно-желтый опенок или, как его еще называют, ложноопенок.

Шляпка ложноопенка сначала выпуклая, потом полураспростертая, в центре часто с бугром, желтоватая, в центре более темная с красноватым или оранжевым оттенком. Мякоть светло-желтая. Пластинки сначала серно-желтые, потом зеленовато-оливковые, приросшие к ножке. Вкус гриба горький. Растет он всюду на пнях лиственных пород и около них, реже на стволах живых деревьев, большими группами, часто со сросшимися вместе ножками. По этому характеру роста он очень похож на настоящий осенний опенок. Встречается он с конца июня по сентябрь. В июне — июле он растет одновременно с летним опенком и даже часто вместе с ним на одном и том же пне. Поэтому при сборе летних опят следует быть особенно внимательным, тщательно просматривая все снимаемые с пня или ствола грибы. В Западной Европе (Дания) он встречается часто как полупаразит на розах, особенно привитых

на *Rosa canina*. На пнях хвойных пород, особенно сосны, встречается стерильная форма серно-желтого опенка, у которого пластинки не образуют спор и остаются ярко серно-желтыми.

Обычно с августа и до середины октября на пнях лиственных пород, особенно дуба и бука, поселяется опенок (ложноопенок) кирпично-красный. Шляпка у него округло-выпуклая, полураспростертая, диаметром 3—10 см, красно-бурая, кирпично-красная или светло-красновато-коричневая. В центре эти оттенки гуще. Наружный край шляпки обычно более светлый с белыми повисающими хлопьями от покрывала, которые благодаря контрастной окраске шляпки особенно хорошо заметны. Мякоть желтоватая. Пластинки, приросшие к ножке, выемчатые, сначала грязно-желтые, потом оливково-бурые. Ножка чаще сужена к основанию или ровная, плотная. В некоторых странах Европы (Чехословакия) этот гриб считают подозрительным или просто несъедобным из-за горького вкуса. На территории СССР его считают ядовитым. В то же время в Италии и в Северной Америке это обычный съедобный гриб, что отмечено в американских определителях и руководствах по сбору грибов. Возможно, это связано с весьма вероятным существованием географических форм этих грибов, отличающихся наличием каких-либо вторичных метаболитов, обладающих специфическим (в данном случае токсичным) действием на организм человека и животных. Такие явления известны среди лучше изученных в этом отношении микроскопических грибов. Наконец, могут иметь значение и различные способы обработки данных грибов перед употреблением (засолка, отваривание и т. д.), в результате которых грибы теряют токсичность, как это имеет место при отваривании сморчковых грибов.

Грибы рода ги́фолома обладают еще одним интересным свойством. Являясь немикоризными грибами, а всего лишь сапротрофами на древесине, они тем не менее часто обладают очень узкой специализацией к субстрату — древесине. Одни растут строго на древесине лиственных пород, как описанные выше серно-желтый и кирпично-красный опенки. Другие приурочены к древесине хвойных, например *ги́фолома окаймленная* (*H. marginatum*), поселяющаяся одиночно или небольшими группами только в хвойных лесах среди опавшей хвои на почве или на гнилых пнях сосен и елей. Шляпка этого гриба диаметром 2—4 см, округло-колокольчатая, позже плоская, в центре горбовидно-выпуклая. Окраска темно-желто-медовая. Мякоть желтоватая. Пластинки, приросшие к ножке, светло-соломенно-желтые, позже зеленоватые, с белым краем. Ножка вверху более светлая, а внизу темно-бурая. Встречается этот гриб редко.

Ги́фолома головообразная (*H. capnoides*) имеет еще более узкую специализацию и встречается

обычно группами только на сосновых пнях. Шляпка этого гриба выпуклая, в середине припухлая или с бугром, диаметром 3—8 см, окряно-желтая, по краям более светлая, с повисающими хлопьевидными остатками от покрывала. Мякоть беловатая. Пластинки, приросшие к ножке, сначала беловатые, затем серовато-и темно-фиолетовые. Ножка обычно изогнутая.

Род Кюнеромицес (*Kuehneromyces*)

Этот род очень близок к роду *фолиота*, описанному далее, но отличается от него отсутствием чешуек на шляпках, наличием особых толстых окрашенных клеток в шляпке — *хризидии* — и способностью шляпки менять внешний вид в зависимости от влажности. Эту способность называют *гигрофанностью* и считают характерным признаком данного рода.

Окраска шляпки кюнеромицеса желто-бурая, часто по краю она полосатая. Ножка центральная или близкая к этому, длинная, слегка изогнутая. Ножка может быть гладкой или чешуйчатой при гладкой шляпке.

Род включает 6 видов. Все эти грибы — сапротрофы на древесине, опилках или (реже) полупаразиты. Грибница их многолетняя и проходит по древесине пней и стволов. Так как последние прогреваются обычно быстрее, чем почва, то эти грибы часто появляются довольно рано — в июне. Обычный их ареал — умеренная зона. Однако они могут случайно заходить в субтропики и тропики. В типичных тропиках грибы этого рода найдены только высоко в горах (о. Ява). Наиболее обычны они в северных и умеренных районах Северной Америки и Европы, известны в Австралии.

Предполагают, что все грибы рода кюнеромицес съедобны. Особенно часто используют в пищу наиболее распространенный вид *кюнеромицес изменчивый* (*Kuehneromyces mutabilis*), известный под названием летнего опенка (табл. 32). Шляпка его диаметром 4—6 см, в молодом возрасте полукруглая, потом плоско-выпуклая, при полной зрелости иногда почти распростертая, с опущенным вниз краем. В центре шляпки широко округлый выступающий бугор. Окраска ржаво-бурокоричневая, с концентрическими, водянистыми, более светлыми, просвечивающими полосами. Мякоть белая, водянистая, довольно тонкая. Пластинки, нисходящие по ножке или приросшие к ней, сначала светлые, потом коричневые. Ножка цилиндрическая, немного суженная книзу. Кольцо одноцветное со шляпкой. Иногда оно исчезает, но на ножке остается четкий след от кольца. Растет летний опенок большими группами на пнях. Встречается он и на деревянных строительных конструкциях (например, на деревянных мостах).

Однако в природных условиях этот гриб чаще не разлагает здоровую древесину, а поселяется на

частично разрушенной древесине, образуя на ней многочисленные плодовые тела. В одном случае он выступает как полупаразит, вызывая сильную красно-коричневую сердцевинную гниль сосны в Норвегии.

Летний опенок — хороший съедобный гриб. Обычно в пищу употребляют только шляпки, отбрасывая ножки из-за их плотной, хрящеватой консистенции. Появляется он в июне и сходит к концу августа, оправдывая свое название «летний». Однако в ряде районов может плодоносить до октября. Поскольку субстратом для него является доступный материал — мертвая древесина — и плодоносит он большими группами, то неоднократно предпринимались попытки искусственного выращивания этого гриба. В СССР в 30-е годы были проведены успешные эксперименты по выращиванию летнего опенка. Для этого отрезки древесины различных пород деревьев были заражены приготовленной в лаборатории стерильной грибницей. Отрезки древесины (береза, ольха, осина, сосна, ель) длиной 30—35 см вымачивали в воде и заражали грибницей, которую вносили в зарубки или гнезда, сделанные по окружности полена. Затем гнезда закрывали корой или дранкой и зараженный отрезок древесины помещали в вертикальном положении в свежевыкопанную яму на расстоянии 0,5 м одно от другого. Древесину закапывали таким образом, чтобы над поверхностью земли оставался отрезок высотой до 15 см. Почву обильно увлажняли и деланки посыпали слоем опилок для уменьшения испарения влаги. Плодоношение происходило дважды в год — в начале лета и осенью.

Эксперименты, проведенные в течение ряда лет, показали, что урожайность такой культуры может достигать 6 кг грибов с отрезка за одно плодоношение. В среднем урожайность опят около 350—500 г в год с одного зараженного отрезка древесины. Зараженные отрезки плодоносят 2—3 года. При этом летний опенок неприхотлив и хорошо растет на различной древесине.

В настоящее время в Германии разработан способ разведения летнего опенка, аналогичный описанному выше. Субстратом для заражения является древесина бука и других менее ценных лиственных пород в виде отрезков ствола длиной 20—25 см. Влажность ее 50—70%. Посадочный материал, изготавливаемый в лаборатории в виде пасты, вносят в отверстия, сделанные на разной высоте брусков. Этой же пастой обмазывают поверхность спиля брусков или отрезка древесины (рис. 205). Затем отрезки древесины можно уложить штабелями или частично углубить в почву (рис. 206). Выращивание производится как в закрытых помещениях, так и на открытом воздухе, но в местах, защищенных от прямых солнечных лучей и ветра (рис. 207). В качестве культивацион-



Рис. 205. Отрезки древесины, обмазанные грибной пастой — посадочным материалом летнего опенка.

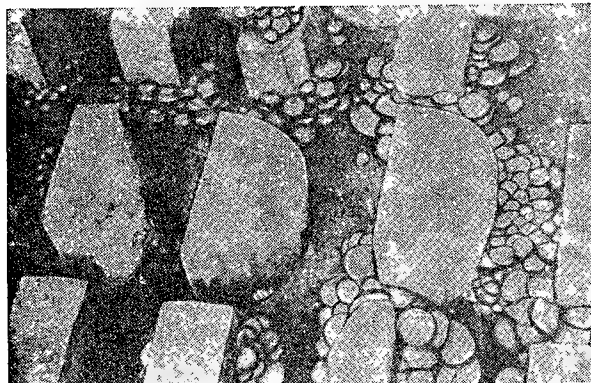


Рис. 206. Плодоношение летнего опенка на отрезках древесины, углубляемых в почву.



Рис. 207. Плантация летнего опенка под защитой лесопосадок.

ных помещений используют подвалы, землянки, а также специальные помещения типа теплиц или даже парников, куда расставляют зараженные отрезки древесины (рис. 208). Такие парники укрывают деревянными щитами. Плодоношение наступает через 8—10 месяцев и длится периодически (чаще один раз в год) в течение 2—3 лет. За три года без пересадки с одного отрезка древесины по этому методу можно получить до 1,5 кг грибов. В закрытых помещениях плодоношение протекает равномернее и быстрее. Таким образом, этот гриб можно разводить индустриальным методом.

Древесина бука, пронизанная грибами, остающаяся после окончания плодоношения, — микодревесина — служит для различных поделок: карандашей, сувениров. Ее свойства при этом меняются. Такая древесина без нарушения структуры и состава становится в 3 раза легче и приобретает способность очень легко пропитываться растворами различных веществ. При пропитке микодревесины раствором омыленного парафина получается материал, легко поддающийся обработке. Такая древесина заменяет древесину ливанского кедра, идущую на изготовление линеек, лекал и т. д. Непропитанная микодревесина идет на изготовление форм при выдувке стеклянных изделий. Срок службы таких форм в 15 раз дольше срока службы обычных форм, изготовленных из древесины груши.

Разработана схема наиболее рациональной организации производства этого гриба. Метод промышленного выращивания летнего опенка запатентован в Германии. В настоящее время его выращивание осуществлено в значительных масштабах в Германии, Чехословакии, Венгрии. В СССР (в Белоруссии) также ведутся работы по выращиванию летнего опенка.

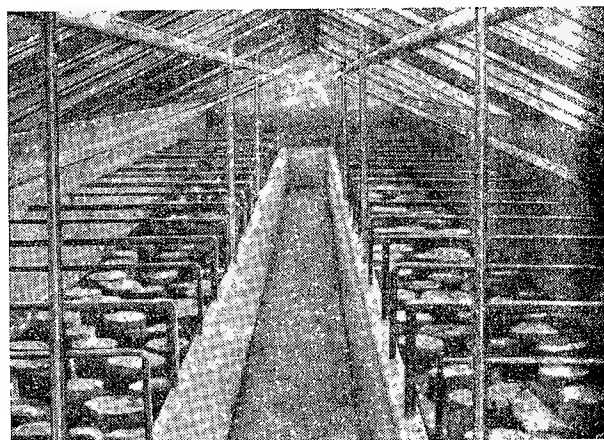


Рис. 208. Выращивание летнего опенка в теплице.

Культура летнего опенка могла бы заинтересовать и лесное хозяйство с точки зрения возможности искусственного заражения пней на лесосеках. В результате этого, наряду с получением урожая грибов, будет происходить и постепенное биологическое разрушение пней.

Род Фолиота (Pholiota)

Грибы рода фолиота называют также чешуйчатками, так как у многих из них на шляпке заметны многочисленные чешуйки. Такова *чешуйчатка обыкновенная* (Pholiota squarrosa, табл. 32), широко распространенная большими группами на отмерших и реже на живых стволах лиственных и хвойных древесных пород. Род объединяет около 30 видов. Ареал большинства из них четко ограничен умеренными зонами. Лишь некоторые виды достигают тропиков и субтропиков, где род представлен бедно. По способу питания чешуйчатки — преимущественно сапротрофы или полупаразиты на древесине. Основное их местообитание — стволы мертвых или живых деревьев, валежник, хвойный или лиственный опад, реже почва в лесу, места старых костров. Очень характерно их расположение вокруг основания стволов живых деревьев. Вне леса среди травы они встречаются редко. Для некоторых грибов характерно обитание в глубоком мху или на торфяных болотах (Ph. sphaleromorpha).

Шляпка чешуйчаток обычно правильная, мясистая, чаще чешуйчатая и редко гладкая. Она клейкая или сухая, но никогда не изменяется от изменения влажности, т. е. неигрофанная, как у рода кюнеромицес. Общее покрывало или отсутствует, или исчезает на ранних стадиях развития плодового тела. Частное покрывало, наоборот, сохраняется во всех стадиях развития гриба. Оно перепончатое и, если исчезает со временем, оставляет на ножке хорошо заметные следы. Преобладающая окраска плодовых тел желто-бурая или ржаво-бурая. Ярко окрашенные виды встречаются редко. Пластинки нисходящие по ножке или приросшие к ней зубцом. Их окраска меняется в зависимости от возраста от светло-желтоватой до темно-бурой или ржаво-коричневой. Ножка обычно центральная.

Многие грибы этого рода имеют практическое значение активных разрушителей древесины или паразитов на живых, чаще ослабленных деревьях (Ph. destruens, Ph. aurivella, Ph. squarrosa-adiposa). Эти грибы губят и разрушают деревья в лесах и культурных насаждениях (садах, парках). В спиленных стволах деревьев, пораженных грибами, процесс разрушения древесины продолжается очень активно. Попадание такой древесины в деревянные конструкции значительно ускоряет процесс их изнашивания.

Род фолиота богат хорошими съедобными грибами. К их числу относят Ph. aurivella и Ph. adi-

posa, встречающиеся наиболее часто. Среди фолиот бывают грибы с неприятным запахом и вкусом, но ядовитых видов среди них не отмечено, так что практически съедобны почти все эти грибы, но в большинстве своем их не собирают, относя, таким образом, к числу малоизвестных съедобных грибов. Один вид (Ph. nameko) имеет товарное значение в Японии, где этот гриб культивируют на древесине.

Чешуйчатка обыкновенная (Ph. squarrosa) — один из обычных видов этого рода — растет всюду на отмерших и живых стволах лиственных, реже хвойных пород большими группами. Имеет редечный запах и вкус. В некоторых местностях его употребляют в пищу. В ряде руководств этот гриб отмечен как несъедобный.

Шляпка мясистая округло-колокольчатая, позже полураспростертая, крупная (диаметром 6—10 см). Окраска шафранно-ржаво-желтая или желто-буро-охряная. Шляпка и ножка густо покрыты более темными, угловатыми, заостренными, отстающими от поверхности чешуйками. Мякоть желтоватая. Пластинки частые, приросшие или немного нисходящие. Сначала они зеленовато-коричневые, в зрелости — темно-коричневые. Ножка цилиндрическая, с основанием суженная, плотная, одноцветная со шляпкой. Кольцо на ножке хлопьевидное, тоже с concentрическими чешуйками.

На местах костров повсеместно встречается *чешуйчатка*, или *огневка углелюбивая* (Ph. carbonaria). Шляпка округло-выпуклая, диаметром 4—10 см, красно- или желто-бурая, светло-коричневая, сначала слизистая, потом гладкая. Край шляпки в зрелом состоянии изогнутый, волокнисто-хлопьевидный, обычно более светлый. Мякоть желтоватая. Пластинки приросшие к ножке. Ножка сверху желто-бурая, при основании более темная, почти черная. Кольцо на ножке сохраняется как небольшой коричневатый пояс. Растет гриб обычно группами. Несъедобен.

На древесине хвойных пород (в основном на сухих пнях) с июля по сентябрь растет *чешуйчатка огненная* (Ph. flammans), получившая название за яркую красно-желтую или красновато-буроватую окраску шляпки. Форма шляпки плоско-выпуклая. На вершине небольшой бугорок. Поверхность шляпки густо покрыта concentрически расположенными, серно-желтыми, угловатыми, сильно отстающими чешуйками. Мякоть желтоватая. Пластинки приросшие, частые, серно-желтые, позже ржавые. Ножка и кольцо желтые. Ножка, так же как и шляпка, густо покрыта чешуйками. О съедобности гриба сведений нет.

Наиболее известным съедобным грибом среди чешуйчаток является *чешуйчатка золотистая* (Ph. aurivella, табл. 31). Растет она большими группами на стволах лиственных пород деревьев или около них в августе — сентябре. Шляпка гриба ширококолокольчатая, с возрастом плоско-округ-

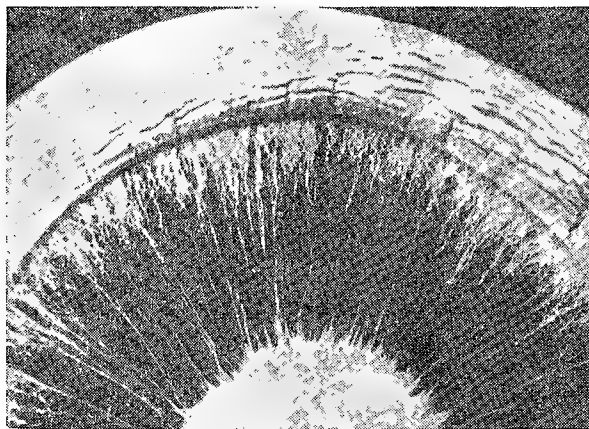


Рис. 209. Паутинистое покрывало (кортина) плодового тела паутинника (*Cortinarius varius*).

лая, плотная, диаметром 5—18 см. Окраска шляпки грязно-золотистая или ржаво-желтая, с разбросанными по всей ее поверхности красноватыми крупными хлопьевидными чешуйками. Пластинки широкие, приросшие зубцом к ножке, сначала светло-соломенно-желтые, а затем по мере созревания становятся оливково-коричнево-бурые. Мякоть беловато-желтоватая. Ножка плотная, желтовато-бурая, с коричнево-ржавыми чешуйками и с волокнистым кольцом сверху, исчезающим к зрелости.

Употребляется этот гриб в свежем, маринованном и соленом виде. На Дальнем Востоке — в Приморье — этот гриб называют «ивняк». Там

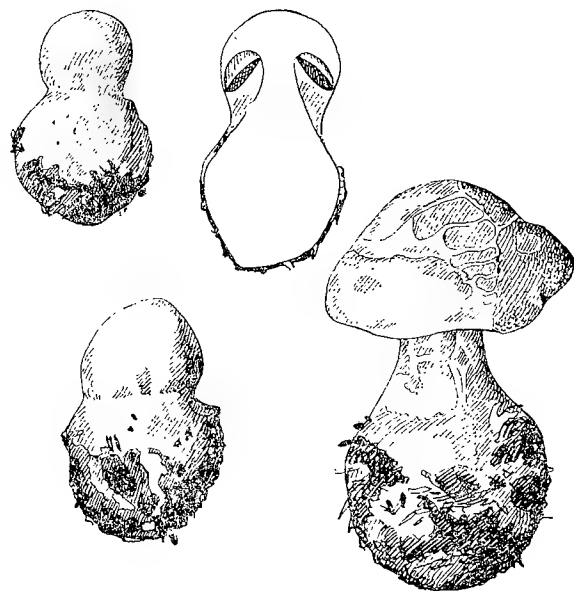


Рис. 210. Стадии развития плодового тела паутинника вонючего (*Cortinarius traganus*).

он растет преимущественно на стволах ив и тополей, реже на кленах, липах, яблоне, груше, на пнях лиственницы. Там и появляется он раньше: весной и в начале лета, когда еще нет других грибов, чем и объясняется более широкое его употребление в пищу в этом районе.

Другой съедобный вид — *чешуйчатка толстая* (*Ph. adiposa*) — растет на сухих стволах различных лиственных пород (ясеня, вяза, березы) осенью. Шляпка золотисто-желтая, клейкая, при высыхании блестящая, с редкими концентрическими ржавыми чешуйками. Форма — округло-выпуклая. Шляпка плотная, толстая. Мякоть бледно-желтая. Пластинки, приросшие к ножке зубцом, сначала серно-желтые, потом коричнево-ржавые. Ножка светло-желтая, сначала с ржавыми чешуйками, которые затем опадают, и ножка становится гладкой. Кольцо на ножке волокнистое, быстро исчезающее.

К активным разрушителям древесины относится *чешуйчатка разрушающая* (*Ph. destruens*). Ее активное воздействие на субстрат (древесину) хорошо отражено в ее названии. Это очень красивый гриб, растущий на засыхающих лиственных породах. Встречается он с конца лета до ноября. Запах у него неприятный. Вкус сначала горьковатый, потом, к моменту созревания, сладкий. О съедобности его достоверно ничего не известно.

Шляпка мясистая, крупная, диаметром 5—20 см, желтовато-беловатая или светло-бурая, с широкими белыми волокнистыми чешуйками, впоследствии исчезающими. Край шляпки волокнистый, извилистый. Ножка крупная, длиной 5—15 см и толщиной 2—3 см, иногда эксцентричная, утонченная к вершине и вздутая к основанию. Она одноцветная со шляпкой и также сначала покрыта крупными хлопьевидными белыми чешуйками. Кольцо на ножке белое, хлопьевидное, исчезающее. Пластинки сначала белые, потом темно-коричневые, приросшие к ножке или слабоисходящие по ней.

Другой активный разрушитель древесины — *фолиота чешуйчато-толстая* (*Ph. squarrosio-adiposa*). Шляпка плоско-выпуклая, мясистая, своеобразной ржаво-медно-зеленой окраски, с красновато-коричневыми чешуйками, диаметром 2—6 см, сухая. Пластинки широкие, ржавые, приросшие к ножке. Ножка ровная, беловатая, с кольцом. Растет на стволах и пнях лиственных пород.

СЕМЕЙСТВО ПАУТИННИКОВЫЕ (CORTINARIACEAE)

Название семейству паутинниковых дано французским ученым Роже, исходя из специфического построения частного покрывала, состоящего из паутинистых волокон, которые соединяют край шляпки с ножкой (рис. 209). Растут представители этого семейства в основном в лесах на почве, иногда на древесине. Паутинниковые очень широко распространены. Они встречаются в самых

разнообразных местообитаниях, от арктических пустынь до девственных густых лесов. В арктическом поясе и в высокогорных альпийских лугах встречаются некоторые виды родов *паутинник* (*Cortinarius*) и *волоконница* (*Inocybe*). Например, на альпийских лугах Кавказа нередки *альпийский паутинник* (*Cortinarius alpinus*) и *волоконница кавказская* (*Inocybe caucasica*). *Паутинник арктический* (*Cortinarius arcticus*) и *паутинник чернеющий* (*C. nigricans*) были обнаружены близ самой границы ледника на Новой Земле.

Большинство представителей паутинниковых — микоризообразователи, связанные своими жизненными процессами с определенными древесными породами.

Примером микоризообразователей в дубовых насаждениях могут служить следующие виды: *Cortinarius hinnuleus*, *C. alboviolaceus*, *C. infractus*. Интересно отметить, что такие виды, как *Hebeloma crustuliniforme*, *H. longicaudum*, *Inocybe fastigiata*, обычно растущие в лесной зоне на подстилке на полянах, просеках, в рединах, нередко также в степи в дубовых полезащитных насаждениях.

В среднеазиатских горных лесах на Тяньшанской ели встречается *паутинник широкий* (*Cortinarius largus*). Для еловых лесов характерен также *паутинник вонючий* (*C. traganus*, рис. 210).

Кроме микоризообразователей среди паутинниковых имеются представители других экологических групп, а именно подстилочные сапротрофы, которые живут на лесной подстилке в разнообразных лесах. Примером последних могут служить *волоконница* *Inocybe obscura*, растущая в лесах, преимущественно хвойных; *Naucoria subvelutina* и др. На почве (гумусовые сапротрофы) живет большинство видов рода *волоконниц*, а также некоторые представители рода *гебеломы*.

На валежнике, сучьях, пнях живут ксилофилы — грибы из родов с мелкими плодовыми телами, например *галерина* (*Galerina*).

Представители паутинниковых имеют разную сезонную приуроченность. В летне-осенних слоях уже можно встретить *волоконницы*, а паутинники обильно плодоносят осенью.

Семейство паутинниковых по видовому составу очень большое. В СССР известно свыше 400 видов. В него входят грибы, имеющие различные построения плодовые тела, от тонкомясистых и мелких до крупных и толстомясистых, ярко окрашенных. Характерными особенностями семейства являются следующие: шляпка правильная, сухая, впитывающая воду, слизистая, гладкая, волокнистая, чешуйчатая, растрескивающаяся, чаще интенсивно окрашенная, редко белая, от мясистой до пленчатой; верхний покров шляпки состоит из гиф, редко клеточный; пластинки приросшие, иногда нисходящие, частное покрывало в виде кольца, кортины, иногда слизистое, пленчатое; ножка центральная, тонкая или толстомясистая,

ровная, к основанию утолщающаяся, клубневидная.

Главнейшие роды — паутинник, гебеломы, волоконница и галерина.

Практическое значение семейства паутинниковых сводится в основном к тому, что его представители являются компонентами различных фитоценозов. Кроме того, многие представители в этом семействе — микоризообразователи. Следовательно, в жизни леса и в общем круговороте веществ в природе эти грибы играют немалую роль. Некоторые из них, например *Hebeloma crustuliniforme*, образуют «ведьмины кольца», или «ведьмины круги».

Среди паутинниковых есть смертельно ядовитые грибы. Однако встречаются и полезные, съедобные. Последние большого практического значения не имеют и малочисленны.

Характерной особенностью грибов из этого рода является различная окраска молодых и зрелых экземпляров, наличие у многих видов лилового, быстро исчезающего пигмента. Род паутинник подразделяется на подроды. Подрод *миксациум* (*Mixascium*) характеризуется слизистым общим покрывалом, обуславливающим слизистость шляпки и ножки; подрод *флегмациум* (*Phlegmasium*) — слизистой шляпкой. У грибов подродов *гидроцибе* (*Hydrocybe*) и *теламония* (*Telamonia*) шляпка гифофанная. У грибов подродов *дермоцибе* (*Dermocybe*) и *инолома* (*Inoloma*) шляпка сухая, чешуйчатая, волокнистая. Некоторые авторы рассматривают указанные подроды как самостоятельные роды.

Один из интересных видов — *паутинник кровавый* (*Cortinarius sanguineus*). Он распространен в Советском Союзе в европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. Растет преимущественно в хвойных лесах. Плодовое тело очень заметное, кроваво-красной окраски.

Шляпка гриба диаметром 3—5 см, выпуклая, позже распростертая и в центре с бугорком. На поверхности имеются чешуйки. Пластинки приросшие, широкие, частые, соединены между собой прожилками, кроваво-красные, позже выцветающие до ржаво-бурых. Ножка, как и весь гриб, кроваво-красная, длиной 5—10 см, толщиной 0,5 см, цилиндрическая, внизу с ярко-желтым мицелием. Мякоть плодового тела кроваво-красная. Запах редечный.

Приболотник желтый (*C. triumphans*) является съедобным грибом, растет в смешанных лесах европейской части СССР, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Шляпка гриба подушковидная, в центре мелкочешуйчатая, по краю блестящая, охряно-бурая. Пластинки широкие, частые, с зубчатым краем, вначале белые, позже серовато-синеватые. Ножка желтоватая, длиной 10—18 см и толщиной 1,5—3 см, цилиндрическая, к основанию утолщающаяся, с концентрически расположенными че-

шуйками, образующими несколько поясков, желтоватая. Мякоть плодового тела белая.

Паутинник съедобный, или *толстушка* (*C. esculentus*), распространен в европейской части Советского Союза, особенно в лесах Белоруссии. Поселяется он в хвойных лесах, имеет сладкий вкус и приятный грибной запах.

Шляпка мясистая, плотная, с тонким, завернутым внутрь краем. Позже она становится плоско-выпуклой, даже вдавленной. Поверхность шляпки гладкая, влажная, водянистая, беловато-сероватого цвета, диаметром 5—8 см. Пластинки широкие, частые, приросшие к ножке, глинистого цвета. Ножка ровная, плотная, беловато-буроватая, в середине с остатками паутинистой кортины, позже исчезающими, длиной 2—3 см и толщиной 1,5—2 см.

Паутинник съедобный употребляется в пищу в жареном виде или в соленом.

Крупный род паутинниковых грибов — *волоконница* (*Inocybe*, рис. 211). Волоконницы чаще имеют специфичный, неприятный или фруктовый запах. Мякоть плодового тела белая или окрашенная. Вкус иногда горький. Растут они на почве, в лесах, некоторые представители — микоризообразователи. Встречаются смертельно ядовитые грибы. Признаки отравления проявляются через 1,5—2 ч; при этом отмечают сильное слюнотечение, потоотделение, озноб, судороги, ослабление зрения. В тяжелых случаях из-за падения сердечной деятельности может наступить смерть или продолжительное бессознательное состояние. Часто наблюдается нарушение дыхания. Выздоровление или смерть наступает на второй день.

Волоконница равновершинная (*Inocybe fastigiata*) широко распространена в пределах СССР:

она встречается в Арктике, европейской части, в Средней Азии, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. Растет в лесах, парках, в травянистых местах.

Шляпка гриба мясистая, коническая, позже распростертая, с острым бугорком, шелковистоблестящая, радиально растрескивающаяся, соломенно-желтая, золотисто-желтая, песочная, охристая, буроватая, в центре более интенсивно окрашенная, иногда с чешуйками. Пластинки почти свободные, оливково-желтые, бурые, с белым краем. Ножка ровная, одноцветная со шляпкой или немного светлее, сверху мучнистая, к основанию хлопьевидно-чешуйчатая. Мякоть плодового тела белая, запах острый, неприятный.

Волоконница Патуйяра (*I. patouillardii*) растет в европейской части СССР и на Кавказе. Этот гриб интересен тем, что он приурочен к нейтральным и слабощелочным почвам. Это свойство настолько постоянно, что его можно использовать в качестве индикатора состояния почвы. Волоконница Патуйяра ядовита. Растет в лесах, имеет ярко окрашенное плодовое тело.

Шляпка колокольчатая, позже распростертая, с бугорком, часто эксцентрическая, волокнистая, слабоблестящая, красноватая, диаметром 3—8 см. Пластинки приросшие, широкие, розовые, позже ржаво-коричневые, с красноватыми пятнами. Ножка ровная или к основанию клубневидно-вздутая, одноцветная со шляпкой, но светлее, длиной 10 см и толщиной 1—1,5 см.

В семейство паутинниковых входит также род *гебелома* (*Hebeloma*). Для этих грибов характерна бахромчатость края шляпки молодых плодовых тел. Плодовые тела часто имеют запах редьки. Растут грибы из рода гебелома преимущественно в лесах, а также в парках.

Ядовитый гриб *гебелома недоступная* (*Hebeloma fastibile*) широко распространен во всех флористических областях СССР: в Арктике, европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Шляпка плодового тела диаметром 4—8 см, распростертая, в центре вдавленная, слизистая, с пушистым волокнистым краем, рыжеватая, позже беловатая. Пластинки широкие, редкие, с белым краем. Ножка к основанию утолщающаяся, часто перекрученная, фиброзная, сверху с белыми чешуйками, длиной 6—10 см и толщиной 1,5—2 см. Кольца слабо заметные, хлопьевидные. Мякоть плодового тела белая, вкус горький, с запахом редьки. Растет этот гриб в разнообразных лесах.

Гебелома корочковидная (*H. crustuliniforme*) широко распространена в пределах СССР: от Арктики до самой южной границы Кавказа и Средней Азии, часто встречается также в европейской части и на Дальнем Востоке.

Шляпка этого гриба выпуклая, позже распростертая, слизистая, глинистая, бледная, диамет-

ром 3—8 см. Пластинки приросшие, узкие, с неровным краем, частые, слезящиеся, грязно-бурые. Ножка ровная или к основанию слабоутолщающаяся, беловатая, сверху мучнисто-отрубистая, к основанию волокнистая, длиной 4—7 см, толщиной 2—2,5 см. Мякоть плодового тела водянистая, белая. Вкус горький, с запахом редьки. Гебелома корочковидная — ядовитый гриб, растет группами в лесах и парках.

Небольшой род семейства паутинниковых *рози́тес* (*Rhizites*) внешне напоминает чешуйчатку (род *Pholiota*) и шампиньон (род *Agaricus*). От чешуйчатки отличается наличием общего покрывала.

Кольчатый колпак или *приболотник белый* (*Rhizites caperata*) — единственный представитель рода. В Советском Союзе распространен почти повсюду. Растет в конце лета, осенью в лесах, часто большими группами. Общее распространение известно в Европе, Азии и Америке.

Кольчатый колпак имеет выпуклую шляпку с широким бугорком. Шляпка радиально-морщинистая, охряно-бурая, диаметром 9—10 см. Пластинки приросшие, широкие, поперечно-морщинистые, охряно-бурые. Ножка под кольцом волокнистая, желтоватая, длиной 8—10 см и толщиной 2—2,5 см. Кольцо пленчатое, вначале белое, позже желтоватое. Мякоть белая, желтоватая. Запах и вкус приятные. Кольчатый колпак относится к первосортным съедобным грибам. Употребляется в пищу в жареном или вареном виде, а также в виде маринада и соления.

Род *галерина* (*Galerina*) очень близок по внешним признакам к родам *тубария* (*Tubaria*), *феомарасмиус* (*Phaeomarasmius*), *наукория* (*Naucoria*), *альникола* (*Alnicola*), но отличается более развитым покрывалом, нисходящими пластинками и некоторыми морфологическими особенностями спор. Кроме того, у молодого плодового тела тубарии край шляпки завернут внутрь.

Галерина окаймленная (*Galerina marginata*) — маленький гриб, растет на валежнике, участвуя в его разложении. Встречается в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Шляпка гриба диаметром до 1 см, коническая, коричнево-охристая, в центральной части с гипрофаным бугорком и просвечивающе-полосатым краем. Пластинки приросшие, частые, узкие, ржаво-бурые. Ножка длиной 3—9 см и толщиной до 1 см, цилиндрическая, охряная. Кольцо пленчатое, быстро исчезающее. Мякоть гриба палевая, имеет запах.

Галерина звездобразная (*G. sideroides*) растет на пнях, опавших ветвях. Распространен гриб в европейской части СССР, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Шляпка диаметром 2—3 см, колокольчатая, с бугорком, влажная, слабослипкая, водянистая, по краю слабополосатая, ржаво-коричневатая.

Пластинки слабо нисходящие или приросшие, узкие, частые, ржаво-бурые. Ножка длиной 4 см, ровная, сверху мучнистая, светло-желтая, желтовато-бурая. Мякоть палевая.

СЕМЕЙСТВО КРЕПИДОТОВЫЕ (CREPIDOTACEAE)

Это сравнительно небольшое семейство в основном представлено грибами с мелкими плодовыми телами. Растут они на древесном субстрате и редко на почве. В первом случае они встречаются на ветвях и стволах лиственных пород, на валежных сучках, замшелых пнях и прошлогодних листьях. На почве растут во влажных, тенистых местах. Плодовые тела очень мелкие, дряблые. Съедобные качества этих грибов мало известны, хотя среди них есть и съедобные, например *креpidотус мягкий* (*Crepidotus mollis*).

Плодовые тела ксилофильных видов растут на древесине, где часто располагаются черепитчато, большими группами.

Плодовые тела креpidотовых грибов обычно мелкие. Шляпки имеют различную форму. Ножка боковая, эксцентрическая или центральная. В последнем случае на ножке наблюдаются остатки покрывала в виде хлопьев.

Род *креpidотус* (*Crepidotus*) объединяет грибы, все виды которых — ксилотрофы.

На ветвях и стволах лиственных пород, на валежной древесине встречается *креpidотус красновочешуйчатый* (*C. calolepis*).

Шляпка этого гриба диаметром до 2 см, почковидная, кутикула желатинозная, покрыта многочисленными мелкими чешуйками, желтовато-буроватая, в сухом состоянии трещиноватая и ломкая. Пластинки палевые, позже охристые. Ножка еле заметная, очень короткая. Особенно часто этот гриб можно встретить в европейской части СССР и на Кавказе.

Креpidотус мягкий (*C. mollis*) — съедобный гриб. Он растет на опавших ветвях деревьев в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Шляпка этого гриба крупнее, чем у грибов предыдущих видов, диаметром 3—8 см, почковидная, с желатиновым слоем, по краю волнистая, палевая, иногда почти белая, сидячая или с очень короткой ножкой. Пластинки лучеобразно расходящиеся, узкие, разветвленные, желтоватые, грязно-палевые, светло-коричневые.

К семейству креpidотовых относится также род *тубария* (*Tubaria*). Родовое название, происходящее от слова «труба», характеризует полую ножку. Растут эти грибы на почве и древесных остатках.

Тубария мелкая (*Tubaria minutalis*) имеет мелкие плодовые тела. Растет она на почве во влажных, тенистых местах. Встречается на Кавказе.

Шляпка диаметром до 1 см, выпуклораспростертая, просвечивающе-полосатая, цвета кори-

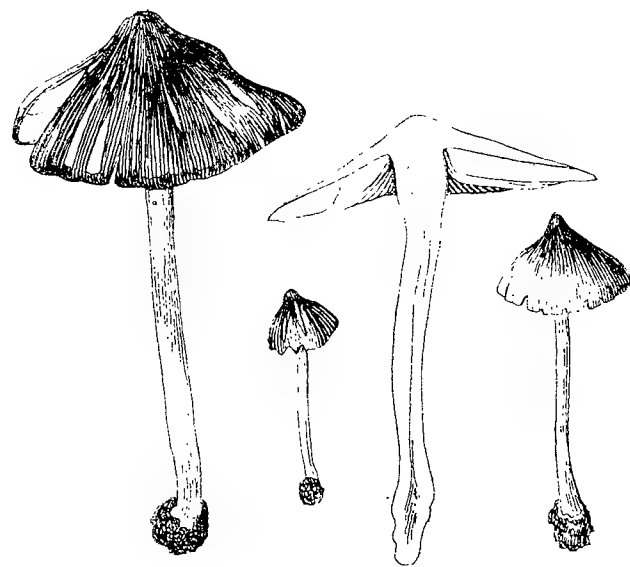


Рис. 211. Стадии развития плодового тела волоконницы Жюрана (*Inocybe jugana*).

цы. Пластинки коротконизбегающие, одноцветные со шляпкой. Ножка длиной 1—2,5 см и толщиной 0,5—1 см, вверху она окрашена как шляпка, в основании белая. Мякоть имеет цвет корыцы.

Тубария прозрачная (*T. pellucida*) растет на валежнике. Встречается в европейской части СССР, на Кавказе, Дальнем Востоке.

Шляпка диаметром до 1,5 см, коническая, с бугорком, гифрофанная, до половины ребристо-полосатая, ржаво-коричневая, в сухом состоянии бледно-охряная. Пластинки треугольные, цвета шляпки. Ножка длиной до 3 см, очень тонкая, вверху мучнистая, шелковистая, блестящая, ржаво-коричневая.

Тубария треугольная (*T. triganophylla*) — маленький гриб, растущий на почве. Нередко встречается на Кавказе.

Шляпка диаметром до 1 см, распростертая, просвечивающая, ребристая, охряная или с охристым оттенком, полосы интенсивно окрашены. Пластинки нисходящие или широкоприсохшие. Ножка тонкая, белая.

СЕМЕЙСТВО СЫРОЕЖКОВЫЕ (RUSSULACEAE)

Грибы семейства сыроежковых имеют хорошо образованные плодовые тела, состоящие из шляпки и обычно центральной ножки. Мякоть их очень хрупкая, состоящая из тонких и толстых гиф (табл. 35, 36).

К семейству принадлежат два крупных рода шляпочных грибов: *млечник* (*Lactarius*) и *сыроежка*, а также *подгруздок* (*Russula*).

У млечников в мякоти плодовых тел имеются толстостенные гифы с млечным соком различного цвета. Например, у *рыжика* (*Lactarius deliciosus*) этот сок оранжево-желтый, у *черного груздя* (*L. piceator*) и у *горькушки* (*L. rufus*) — белый.

К роду млечник относят около 80 видов. Из них в СССР известно около 40 видов. В роде сыроежка описано около 150 видов, из них в СССР — около 100 видов.

Сыроежки встречаются часто, однако неопытному человеку трудно ориентироваться в разнообразии и полиморфности видов этих грибов. Многие виды, кроме того, распространены не повсеместно.

Сыроежки отличаются от млечников отсутствием млечных сосудов и млечного сока. Большинство грибов этого семейства — микоризообразователи.

На грибах семейства сыроежковых изредка паразитируют шляпочные грибы рода *астерофора* (*Asterophora*): *астерофора дождевиковидная* (*Asterophora lycoperdoides*) — особенно на *Russula adusta* и на *Lactarius vellereus*; *астерофора паразитическая* (*Asterophora parasitica*) — на *Russula nigricans*, *R. adusta*, *R. delica*, изредка встречающихся в Прибалтике, средней полосе европей-

ской части СССР и в других местах. Эти грибы, шляпки которых диаметром 1,5—2,5 см, развиваются на плодовых телах грибов упомянутых видов.

Род Млечник (*Lactarius*)

Этот род объединяет грибы с мясистыми и хрупкими плодовыми телами. При надламывании их выделяется млечный сок различного цвета. Иногда при соприкосновении с воздухом цвет млечного сока меняется, что является систематическим признаком. От этого и происходит родовое латинское название «млечник». Шляпка голая, с ножкой и не отделяется от нее. В начале развития шляпка плоско-округлая, потом обычно воронковидная с завернутым или прямым краем. Шляпка и край могут быть окрашенными. Ножка обычно центральная, реже эксцентрическая, нередко полая. Пластинки обычно присохшие, нисходящие.

Млечники растут только в лесу или по опушкам леса и на лугах, где имеются еще корни различных деревьев. Таким образом, млечники встречаются и в парках, а также около отдельно растущих деревьев. Например, с березой и сосной связаны груздь черный и волнушка розовая, с сосной — рыжик и серушка, с березой — млечник вялый, с елью — груздь синеющий. Иногда млечники образуют «ведьмины круги».

Некоторые млечники применяют в медицине. Есть сведения о применении в медицине *рыжика* (*Lactarius deliciosus*) и *горькушки* (*L. rufus*). По данным А. Н. Ш и в р и н о й (1965), из рыжика и близкого к нему *L. sanguifluus* с красным млечным соком выделен антибиотик лактариовиолин, который уменьшает окисление жиров.

В народной литовской медицине в качестве лечебного средства используют *груздь перечный* (*L. piperatus*).

Млечник распространен в европейской части СССР, в Якутии, на Дальнем Востоке, в Средней Азии. Кроме нашей страны, млечник встречается в Северной Америке, Восточной Азии.

Рыжик (*L. deliciosus*) хорошо отличается от других грибов. Его шляпка округло-выпуклая, потом широковоронковидная, диаметром 3—11 см, сначала с немного загнутым, позже с прямым краем. Кожица гладкая, влажная, клейкая, с концентрическими более темными зонами. Мякоть оранжевая, потом зеленеющая. Млечный сок оранжево-желтый, сладкий, немного острый, с запахом смолы, на воздухе зеленеет. Пластинки желто-оранжевые, при надавливании зеленеют, присохшие, выемчатые или слабонисходящие, частые, узкие, иногда разветвленные. Ножка высотой 2—8 см, цилиндрическая, полая, ломкая, одноцветная со шляпкой (табл. 36).

Рыжик — съедобный гриб первой категории. Используется свежий, соленый, маринованный.

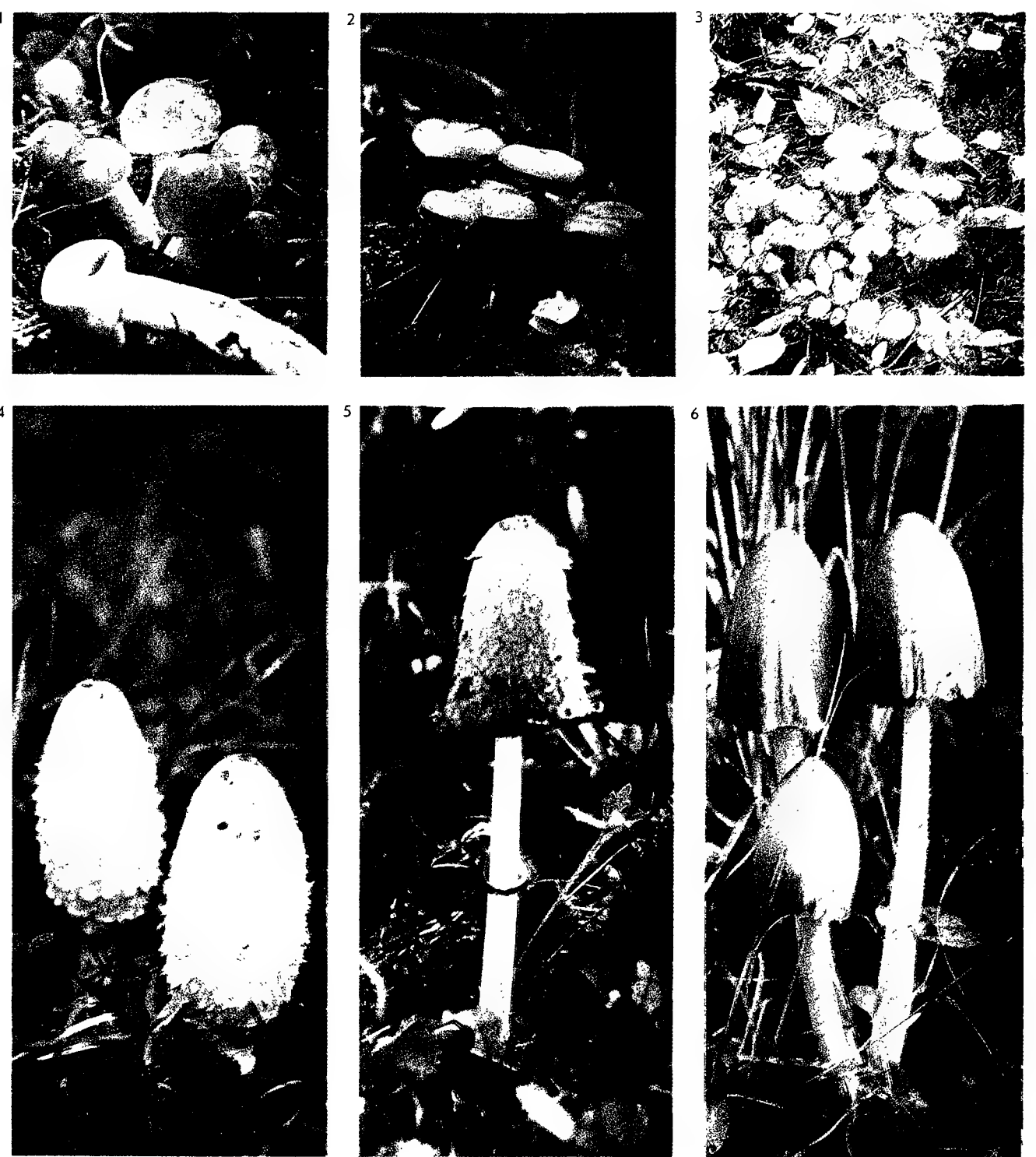


Таблица 32. Копринусовые и строфариевые

1 — дождевик обыкновенный (Hypophyllum sublateritium); 2 — опенок летний (Kuehneromyces mutabilis); 3 — чешуйчатка обыкновенная (Pholiota squarrosa); 4 — павозник белый (Coprinus comatus); 5 — павозник серый (C. atramentarius); 6 — павозник розовый (C. rosaceus).

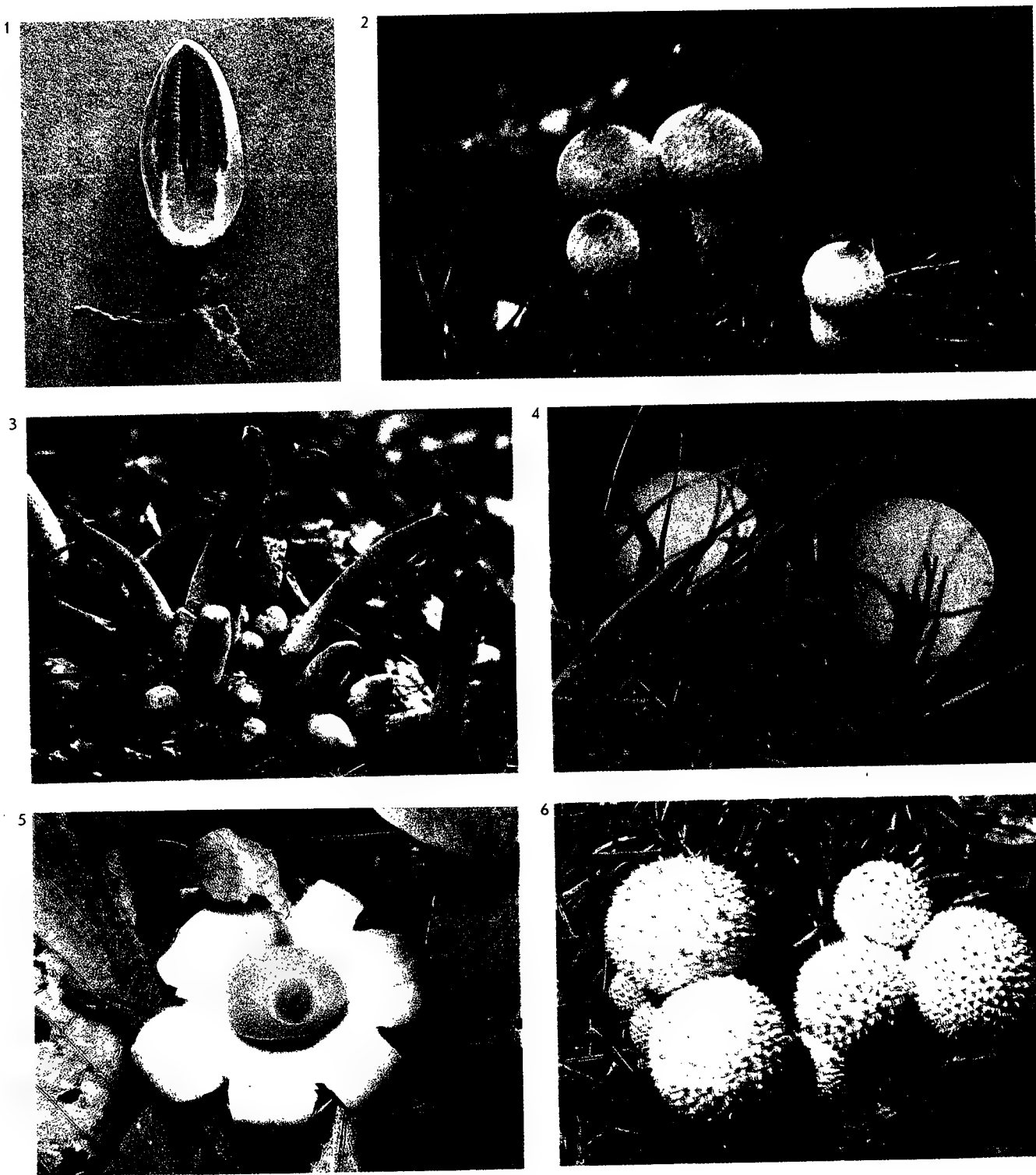


Таблица 39. Гастеромизеты:

1 — мутинус Равенели (*Mutinus ravenelii*), молодое плодовое тело в разрезе; 2 — дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*); 3 — мутинус Равенели; 4 — порховка чернеющая (*Bovista nigrescens*); 5 — звездочка сводчатая (*Geastrum formosum*); 6 — дождевик ежевидноколючий (*Lycoperdon echinatum*).

Серушка (*L. flexuosus*) имеет шляпку сначала выпуклую, потом воронковидную, диаметром 5—15 см, серовато-свинцовую, серовато-фиолетовую, с нежной, темной зональностью. Шляпка влажная, клейкая, или сухая, блестящая, тонко волосистая. Край ее загнутый, более светлый, слабопушистый. Мякоть плотная, белая. Млечный сок белый, очень едкий, при соприкосновении с воздухом не меняет цвета. При ранении гриба сок образует незатвердевающие капельки.

Гриб съедобен и относится к 3-й категории. Его используют в соленом виде. Встречается в смешанных, а также в березовых и осиновых лесах, одиночно или небольшими группами.

Груздь черный (*L. pesator*) отличается следующими признаками. Шляпка его крепкая, выпуклая, потом широковоронковидная, с завернутым волосистым краем, диаметром 5—30 см, зеленовато- или темно-бурая, черная, со слабо заметными зонами. Мякоть ломкая, беловатая, при соприкосновении с воздухом темнеет. Млечный сок белый, едкий. Во влажную погоду на шляпке гриба скапливаются капли жидкости.

Гриб съедобен, его относят к 3-й категории, используют для соления. При солке шляпка приобретает винно-красный цвет.

Встречается главным образом в березовых и смешанных лесах, на супесчаных и суглинистых почвах. Довольно часто целыми гнездами. Гриб находят с июля по октябрь.

У *груздя перечного* (*L. piperatus*) шляпка вначале округло-выпуклая, с завернутым краем, потом широковоронковидная, с прямым краем, чисто-белая, потом с желтоватым оттенком, диаметром 5—20 см, сухая, гладкая, голая. При надавливании и повреждении синевато-зеленая или серовато-зеленоватая. Мякоть белая, потом слабо-желтоватая, даже светло-серовато-зеленая. Млечный сок белый, при соприкосновении с воздухом зеленеет, очень едкий.

Гриб съедобен, но относят его к 4-й категории, употребляют в соленом виде. Встречается груздь в лиственных, преимущественно дубовых лесах.

Белянка (*L. pubescens*) — гриб, очень сходный с волнушкой розовой, но отличается от нее шляпкой, диаметром не превышающей 7 см, отсутствием зональности и белым или кремовым цветом.

Вначале шляпка белянки выпуклая, потом плоская, в центре вдавленная, белая, позже немного розоватая, шерстисто-пушистая, в центре семгово-охристая. Мякоть белая, с розоватым оттенком под кутикулой. Млечный сок белый, соприкасаясь с воздухом окраски не меняет, очень едкий. Пластинки белые, слабо-розоватые.

Гриб съедобен, его относят ко 2-й категории, используют в соленом виде. Встречается белянка в различных лесах, главным образом в молодичке березовых лесов и на опушках. Сравнительно редко и не обильно попадает в августе и сентябре.

Груздь настоящий (*Lactarius resimus*) — известный гриб в русской кулинарии. Его шляпка мясистая, плотная, сначала плоская, вдавленная в центре, с завернутым лохматым краем, воронковидная, диаметром 7—10 см; кожица слегка слизистая, молочно-белая, цвета слоновой кости или желтоватая, со слабыми зонами или без них, иногда с буроватыми пятнами. Мякоть белая, крепкая и ломкая. Млечный сок белый, на воздухе желтеющий, едкий, с приятным «груздевым» запахом. Пластинки белые, потом желтоватые. Ножка белая, полая, иногда с желтоватыми пятнами.

Гриб съедобен и принадлежит к 1-й категории. Применяют его только для соления. После соления гриб приобретает голубоватый оттенок. Груздь настоящий встречается в березовых и сосново-березовых лесах с липовым подлеском довольно большими группами («стаями») с июля по сентябрь. Обязательный микоризный с березой гриб.

Горькушка (*L. rufus*) имеет шляпку плоско-выпуклую, потом воронковидную, почти всегда с коническим бугорком в центре, диаметром 3—11 см. Она сухая, шелковистая, красно-коричневая. Мякоть гриба сначала белая, потом красно-коричневая, плотная, без особого запаха. Млечный сок белый или бесцветный, очень едкий. Пластинки сначала бледно-красновато-желтоватые, потом красно-буроватые, часто с беловатым налетом спор. Ножка светло-красновато-коричневая, у основания с беловатым войлоком грибницы.

Гриб съедобен. Его относят к 4-й категории. Используют горькушку только для соления. При этом следует применять горячий способ соления, иначе не исчезает едкий вкус гриба. Встречается горькушка очень часто и обильно главным образом в северной половине лесной зоны, в сосновых влажных лесах.

Ее находят одиночно и группами (с июня по октябрь).

У *груздя желтого* (*L. scrobiculatus*) шляпка округло-выпуклая, потом распростертая, в центре воронковидно-вдавленная, с завернутым краем, диаметром 7—10 см, золотисто-желтая, войлочко-шерстистая с более или менее выраженными концентрическими зонами, слизистая, липкая. Мякоть гриба белая, при соприкосновении желтеющая. Млечный сок белый, на воздухе быстро становящийся серно-желтым, с острым, горьким вкусом. Пластинки белые или с розоватым оттенком, нисходящие. Ножка короткая, толстая, желтая, с неправильно округлыми или чаще продолговатыми буроватыми пятнами.

Гриб съедобен и принадлежит к 1-й категории. Растет он в хвойных (главным образом еловых), реже в лиственных (березовых) лесах на глинистой почве. На Дальнем Востоке поселяется в пихтово-еловых лесах.

Волнушка розовая, или *волжанка* (*L. torminosus*), отличается тем, что ее шляпка у молодых грибов выпуклая, потом широковоронковидная, с завернутым пушистым краем, диаметром 4—13 см, розовато-красная, с ясно выраженными концентрическими зонами, шерстисто-волокнистая. Мякоть палевая, под кожицей розоватая. Млечный сок острый, белый, на воздухе цвет не меняет. Пластинки желтовато-розоватые, тонкие. Ножка полая, одноцветная со шляпкой, вначале пушистая, потом голая (табл. 36).

Гриб съедобный, принадлежащий ко 2-й категории. Его используют соевым. Встречается гриб часто и обильно в смешанных лесах, по сыроватым лесам, иногда целыми гнездами. Он образует микоризу с березой. Его находят с июля по октябрь.

Скрипица (*L. vellereus*). Шляпка скрипицы сначала плоско-выпуклая, в центре вдавленная, с завернутым краем, потом воронковидная, сухая, опушенная или почти голая, белая, позже немного охристая, диаметром 10—25 см. Мякоть белая, при соприкосновении с воздухом желтеющая. Млечный сок белый, очень едкий, горьковатый. Пластинки белые, потом охряные, 4—7 мм шириной, нисходящие, иногда разветвленные. Ножка 2—10 см длиной, плотная.

Гриб съедобен и отнесен к 4-й категории. Используют его соевым горячим способом. Встречается скрипица в лиственных и хвойных лесах. Сравнительно редко, но иногда обильно, ибо растет целыми группами с июля по сентябрь.

Род Сыроежка (*Russula*)

Сыроежки часто встречаются в наших лесах. Эти грибы имеют крупные или средней величины плодовые тела; шляпки их различных окрасок, что зависит от пигментации кожицы. Сыроежки являются очень разнообразными и представляют собой очень трудный род в отношении определения и ограничения видов. Различия между видами иногда очень мелкие, что затрудняет определение этих грибов. Точное определение можно осуществлять при помощи микроскопических признаков, а также химических реакций. При определении необходимо иметь экземпляры одного и того же вида в различных стадиях развития.

Появляются эти грибы в июле, но особенно их много бывает в августе и сентябре. Сыроежки встречаются в самых разнообразных типах леса и все являются микоризообразователями с деревьями наших лесов. Большинство сыроежек — съедобные грибы, в основном 3-й и 4-й категорий (по Б. П. В а с и л ь к о в у). Хозяйственное значение сыроежек снижается из-за ломкости плодовых тел. Немногие из них ядовитые, несъедобные или без практического значения. Иногда грибники некоторые сыроежки едят в свежем виде с солью.

Для того чтобы сыроежки при засоле крошились меньше, надо их предварительно ошпарить кипятком и засолить горячим способом.

Грибы некоторых видов грибники не используют из-за едкого вкуса. Едкий вкус исчезает при посоле.

Сыроежки составляют около 45% от массы всех грибов, встречающихся в наших лесах. Лучшими грибами считаются те, у которых меньше красного цвета, но больше зеленого, синего и желтого.

Шляпка у сыроежек вначале более или менее шаровидная, полушаровидная или колокольчатая. Позже, по мере роста, она распростертая, округлая, плоская или воронковидная, в середине вдавленная, диаметром в среднем 2—20 см.

У некоторых видов характерный край шляпки. Так, у некоторых видов край шляпки долго и сильно закрученный. Но край шляпки может оказаться и прямым, особенно в тех случаях, когда шляпка рано распростертая. Иногда край шляпки бывает полосатым или бугорчатым, волнистым. Шляпка покрыта кожицей. Кожица шляпки сухая, часто легко отделяется от мякоти. Кожица может быть позже целой или растрескивающейся. Она может быть голой или покрытой мелкими волосками, в зависимости от этого блестящей или матовой. После дождя и росы кожица шляпок сыроежек бывает клейкой и блестящей. Позже сухая кожица выглядит войлочной или бывает блестящей. У некоторых видов поверхность шляпки при влажной погоде становится желеобразной, но с высыханием опять бывает сухой и матовой (например, у сыроежки бурющей). Это определяется особыми желеобразующими нитями и гифами с желатинизирующимися стенками, а также присутствием воды.

У одних сыроежек кожица легко сдирается, у других сдирается только по краю шляпки и т. д. Кожица очень разнообразного цвета, очень меняющаяся, но и во многих случаях устойчивая. Надо иметь в виду, что цвет кожицы молодых, развитых и стареющих плодовых тел может быть различным. Иногда под воздействием солнца цвет бледнеет. Это происходит от того, что пигменты, содержащиеся в кожице, растворимы в воде и вымываются. Одновременно с побледнением кожицы наблюдается окрашивание мякоти шляпки. Пигменты разрушаются и при варке грибов. Цвет кожицы имеет большое значение при определении сыроежек, но этот признак нельзя и переоценивать. Сыроежки содержат некоторые витамины. Например, в 1 кг *Russula paludosa* содержится 264 мг рибофлавина, или витамина В₂, также плодовые тела сыроежек содержат 6 мг витамина РР.

Пластинки свободные, приросшие, выемчатые или нисходящие, иногда вильчато-разветвленные, равной или неравной длины, с тупым или заостренным краем, часто ломкие. Пластинки некоторых видов *Russula* выделяют капли жидкости, особенно это наблюдается в дождливое время. Например,

пластинки *R. foetens* выделяют капли янтарного цвета. Пластинки иногда с венозной сетчатостью. Цвет пластинок колеблется от белого до охряного. Пластинки молодых плодовых тел белые, в виде исключения лимонно-желтые. Белый цвет сохраняют лишь пластинки тех видов, у которых образуются белые споры; у остальных пластинок он позже становится более или менее желтым. Однако цвет пластинок светлее цвета спорового порошка.

У некоторых сыроежек пластинки становятся пятнистыми (например, у *R. aeguginea* и *R. furcata* с бурными пятнами). Некоторые виды сыроежек хорошо распознаются по цвету. При высушивании цвет пластинок одних видов сыроежек становится кремово-желтым или оранжево-желтым, пластинки других видов зеленоватые или синеватые, даже буроватые. Край пластинок может иметь другой цвет, нежели центр пластинок. Особенно хорошо это проявляется у красных сыроежек, а у белых сыроежек наблюдают красный край пластинок.

Ширина пластинок неодинаковая: наиболее узкие пластинки у ножки, дальше пластинки постепенно расширяются и у края шляпки округляются. В некоторых случаях пластинки становятся узкими у края, в таких случаях край называют острым.

Край пластинок у сыроежек обычно гладкий, редко пильчатый или неровный. Пластинки обычно частые, иногда редкие (например, у *R. emetica*). У некоторых видов пластинки неодинаковой длины (у *R. heterophylla*). Большинство сыроежек всегда имеют некоторые более короткие пластинки. Ветвление пластинок более интенсивное у ножки. Сильное ветвление пластинок вообще характерно для сыроежек.

Окраска спор — важный признак сыроежек. При определении сыроежек необходимо макроскопически в массе определить цвет спорового порошка. Цвет порошка у различных видов колеблется между чисто-белым и интенсивно-желтым, имея различные переходы и оттенки.

Представители рода сыроежка распространены в европейской части СССР, в Сибири, на Дальнем Востоке. Кроме того, сыроежки встречаются в Северной Америке, Восточной Азии.

Подгруздок черный, или *чернушка* (*R. adusta*), имеет шляпку вначале выпуклую, потом глубоко вдавленную, широковоронковидную, диаметром 5—15 см, грязно-буроватую или темно-бурую. Пластинки белые, позже серовато-грязноватые. Мякоть сначала становится розовато-серой. Вкус сладковатый, приятный.

Гриб съедобный, пригоден для соления, но после засола чернеет. Встречается преимущественно в сосновых лесах, иногда группами, с июля по октябрь.

Сыроежка синяя (*R. azurea*) — интересный гриб. Ее шляпка выпуклая, потом плоская до вдавлен-

ной, диаметром 3—10 см, синяя, сине-лиловая, в середине даже черно-лиловая или черно-оливковая. Край тупой, более светлый. Кожица сдирающаяся совсем или на $\frac{2}{3}$, мучнистая или тонкозернистая.

Мякоть белая, без запаха. Пластинки белые, одинаковой длины, многие вильчато-разветвленные, часто попарно сросшиеся. Ножка сплошная, всегда белая, часто немного булавовидная, высотой 3—5 см, молодая крепкая, позже полая, старая же даже многокамерная.

Гриб съедобен и отнесен к 3-й категории, используется свежим и соевым. Эта сыроежка растет в лесах хвойных пород, главным образом в ельниках, целыми гнездами. Встречается в средней полосе европейской части СССР, Прибалтике.

Сыроежка желтая (*R. flava*, табл. 35) заметна по шляпке, которая полушаровидная, потом почти плоская, и наконец, воронковидная, диаметром 5—10 см, гладкая, сухая, с гладким краем и со сдирающейся по краю кожицей, интенсивно-желтая.

Край вначале более или менее завернутый, потом гладкий, тупой. Мякоть со сладким запахом, белая, на изломе сереет и, наконец, чернеет, неедкая или в молодости слабеедкая. Пластинки белые, потом бледно-желтые при поражении и старении сереют. Ножка всегда белая (никогда не бывает красноватой), ровная, цилиндрическая, у основания сероватая, плотная.

Гриб съедобен, отнесен к 3-й категории. Можно использовать его свежим и соевым. Для гриба характерна чисто-желтая окраска, неедкая, сереющая мякоть и желтоватые споры. Растет часто, но не обильно в сыроватых березовых и сосново-березовых лесах, по окраинам сфагновых болот с июля по октябрь.

Сыроежка сине-желтая (*R. cyanoxantha*). Ее шляпка диаметром 5—15 см, сначала полукруглая, потом округлораспростертая, в центре приплюснутая или вдавленная, вначале сероватая, потом разноцветная, главным образом зеленоватая и фиолетовая, по краю часто фиолетово-пурпурная. Мякоть белая, под кожицей фиолетово-пурпурная, неедкая. Пластинки белые, обычно тонкие. Ножка белая, редко лиловая, с красноватым оттенком, толстая.

Этот гриб близок к *сыроежке серой* (*R. grisea*).

Гриб съедобен, но принадлежит к 3-й категории, характерен приятным вкусом. Встречается в сосново-березовых влажных лесах довольно редко и не обильно. Л. Н. В а с и л ь е в а отмечает, что на Дальнем Востоке этот гриб попадает и в больших количествах. На Кавказе образует микоризу с дубом и грабом. Его находят с июля по октябрь.

Сыроежка сереющая (*R. decolorans*) имеет шляпку сначала сферическую, шаровидную, потом распростертую, плоско-выпуклую и до вдавленной, желто-коричневую, красновато-оранжевую или

желтовато-оранжевую, по краю более или менее красноватую, лиловатую или розоватую, неравно выпцветающую, с разбросанными красными пятнами, диаметром 5—10 см с тонким, слабopолосатым краем. Пластины приросшие, белые, потом желтые. Встречаются эти грибы в основном в сосновых лесах зеленомошного типа. Обязательны как микоризные грибы с сосной. Вкус сладкий, потом островатый.

Эта сыроежка — хороший съедобный гриб. Рекомендуют его для соления. После отварки годится и для жарения.

Подгруздок белый, или сухарь, сухой груздь (*R. delica*) вначале с выпуклой шляпкой, потом воронковидной, с волнистым или прямым слабопушистым краем, диаметром 7—15 см, чисто-белой, иногда с буровато-желтыми пятнами. Пластины нисходящие, узкие, белые, частые, к наружному краю иногда вильчатые, раздвоенные. Ножка книзу слабосуженная, короткая, сплошная гладкая, белая или немного буроватая. Мякоть белая. На изломе не меняется. Вкус в пластинках едкий. Запах гриба приятный (табл. 36).

Встречается в хвойных и смешанных лесах, часто большими группами, с июля по октябрь. Является микоризообразователем. Например, на Кавказе образует микоризу с дубом и грабом. Съедобный, идет на засол; пригоден для жарения, супов.

У *сыроежки жгучеядкой* (*R. emetica*) шляпка выпуклая потом плоская, иногда в центре воронковидная, диаметром 5—9 см, с отделяющейся кожицей, красноватая, светло-красная и красная. Край ребристый, тупой, мякоть белая, под кожицей розоватая, ломкая, с очень острым и горьким вкусом. Пластины всегда белые, приросшие или одинаковой длины. Ножка белая, местами розовая, цилиндрическая.

Это очень полиморфный вид, варьирующий по форме, окраске, величине и другим признакам плодовых тел.

Гриб съедобен, принадлежит к 4-й категории. Его можно использовать только для соления. Встречается в сырых лиственных, а также хвойных лесах, по краю сфагновых болот, на болотах с сосной и даже на торфяной и торфянистой почве.

Сыроежка ломкая (*R. fragilis*) имеет шляпку плоско распростертую, в середине слабо вдавленную, с тонким полосатым краем, диаметром 2—7 см, со слабослизистой, светло- или розово-красной кожицей. Пластины приросшие к ножке, белые, тонкие, частые, ровные. Мякоть белая, губчатая, очень ломкая, со жгучим вкусом. Ножка ровная, белая, цилиндрическая, мучнистая, часто тонкополосатая.

Встречается сыроежка в хвойных и лиственных лесах с августа по октябрь, реже с июня. Растет гриб в Карелии, средней полосе европейской части СССР, Прибалтике, Белоруссии, на Украине, в Алтайском крае, Сибири, на Новой Земле.

Валуй (*R. foetens*) — известный гриб. Его шляпка диаметром 6—15 см, у молодого гриба шаровидная, позже плоско распростертая и даже вдавленная, очень слизистая, охристая, охристо-бурая, с более темным рубчатым краем, по краю полосатая. Пластины приросшие, белые, потом желтоватые, с буроватыми пятнами, часто выделяющие капли жидкости, вильчато-разветвленные. Ножка цилиндрическая, иногда в середине расширенная, сначала полая, позже с несколькими отдельными пустыми камерами. Мякоть очень едкая, с неприятным запахом. Валуй пригоден только для соления.

Встречается гриб в лиственных, особенно березовых и смешанных с березой лесах с июля по сентябрь.

Сыроежка цельная (*R. integra*) отличается шляпкой полушаровидной, потом распростертой, в центре вдавленной диаметром 4—12 см, кроваво-красной, в середине оливково-желтой или буроватой, плотной, слизистой. Кожица легко сдирающаяся, свежая — немного клейкая. Край волнистый, растрескивающийся, гладкий или слабо-сетчато-полосатый. Мякоть белая, ломкая, нежная, со сладковатым, потом острым вкусом. Пластины позже желтые, светло-серые, вильчато-разветвленные. Ножка белая или со светло-розоватым налетом, у основания с желтыми пятнами.

Гриб съедобен и принадлежит к 3-й категории. Применяют его свежим и соленным. Встречается в широколиственных и хвойных лесах с июля по сентябрь.

У *сыроежки золотисто-желтой* (*R. lutea*) шляпка диаметром 2—6 см, полукруглая, потом распростертая, в центре вдавленная, ярко-золотисто-желтая, клейкая, при высыхании блестящая, желтая, по краю слегка розоватая, в центре более темная. Край гладкий или неясно полосатый. Пластины свободные или приросшие, сначала кремово-желтые, позднее охристо-желтые, одинаковой длины, венозно-сетчатые. Мякоть рыхлая, белая, длинная, венозно-сетчатая. Ножка короткая, белая, иногда с розоватым оттенком, ровная, внутри полая.

Этот съедобный гриб встречается в широколиственных, мелколиственных и даже хвойных лесах с июня по сентябрь.

Сыроежка болотная (*R. paludosa*) имеет шляпку диаметром 6—15 см, сначала выпуклую, потом плоско-вдавленную, красную, в середине буроватую, иногда с желто-буроватыми пятнами, голую, гладкую, с гладким или немного рубчатым краем. Пластины широкие, с немного зазубренным краем, сначала белые, затем кремово-желтые, у ножки раздвоенные. Мякоть белая, сладковатая, только молодые пластинки иногда немного едкие. Ножка белая, иногда с розоватым оттенком, немножко блестящая.

Встречается гриб в сыроватых сосновых лесах, по краю болот, на влажных торфянисто-песчаных почвах с июня по сентябрь. Образует микоризу с

сосной. Эта сыроежка — хороший и вкусный съедобный гриб. Его используют для маринования и соления, но можно употреблять и в жареном виде.

Сыроежка пищевая (*R. vesca*) имеет шляпку диаметром 5—10 см, от мясо-красной до буроватой, с серыми пятнами, с гладким или слабозубчатым краем. Кожица сдирается только до половины, полосатая или жилковатая. Пластины белые или беловато-желтые, иногда с красными или буроватыми пятнами, частые, большей частью одинаковые, близ ножки часто разветвленные. Ножка ровная, у основания суживающаяся, белая. Мякоть неедкая, без запаха, со сладким ореховым вкусом.

Встречается в хвойных и лиственных, в основном в широколиственных, лесах с июля по сентябрь.

Гриб съедобный, его применяют для маринования и соления (после предварительного отваривания).

ГРУППА ПОРЯДКОВ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ

Гастеромицеты характеризуются тем, что их плодовые тела совершенно замкнуты до полного созревания базидиоспор (ангиокарпные плодовые тела). Базидиоспоры не только формируются внутри плодового тела на одноклеточных базидиях, но и отделяются от последних также под прикрытием оболочки, отчего эту группу грибов называют еще *нутревыми*. Освобождение базидиоспор из плодового тела происходит уже после их отделения от базидий в результате разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела.

Гастеромицеты в основном почвенные сапротрофы. Это *дождевик шиловатый* (*Lycoperdon perlatum*) — космополит, зарегистрированный на всех континентах, за исключением Антарктиды; грибы родов *порховка*, или *бовиста* (*Bovista*), *головач*, или *кальватия* (*Calvatia*), *звездовик*, или *геаструм* (*Geastrum*) и другие, встречающиеся и в лесах и на открытых пространствах: лугах, пастбищах, степях, пустынях и даже на прибрежных морских песчаных дюнах.

Некоторые из гастеромицетов — микоризообразователи с древесными породами, например *склеродерма*, или *ложнодождевик* (*Scleroderma*). Другие — сапротрофы на растительных остатках (мертвой древесине, валежнике) — типичные обитатели леса. Таковы *круцибулум* (*Crucibulum*), *гнездовка*, или *нидулярия* (*Nidularia*), *бокальчик* (*Cyathus*), *сфероболус* (*Sphaerobolus*), *дождевик грушевидный* (*Lycoperdon pyriforme*), встречающийся часто и большими группами на различных гнилушках и почве. И лишь некоторые гастеромицеты паразитируют на корнях высших растений, например *ризопогон паразитный* (*Rhizopogon*

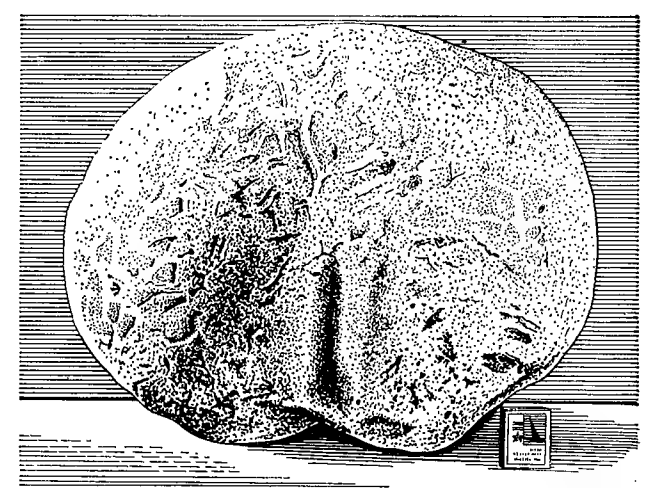


Рис. 212. Лангерманния гигантская (*Langermannia gigantea*).

parasiticus) на корнях североамериканских сосен *Pinus echinata*, *P. pungens*.

Мицелий гастеромицетов многоклеточный, сильно разветвленный; он хорошо развит и пронизывает субстрат, в который обычно бывает погружен. Гифы часто образуют длинные мицелиальные тяжи, достигающие нескольких миллиметров толщины, пронизывающие субстрат и часто выходящие на поверхность. Такие тяжи наблюдаются у значительной части гастеромицетов (порядки фаллюсовых, гнездовковых, дождевиковых). Иногда они становятся довольно толстыми, достигая 5—12 мм в поперечнике и нескольких метров в длину. Тогда они напоминают своим внешним видом корни высших растений, особенно кустарников.

Мицелиальные тяжи помогают значительному охвату территории, на которой развиваются плодовые тела, и тем самым способствуют распространению гриба. Верхний слой крупных тяжей образован плотно переплетенными гифами, имеющими часто мертвые клетки с окрашенными толстостенными оболочками. Внутренняя, сердцевинная часть тяжей образована живыми гифами, состоящими из мелких клеток с большим количеством запасных питательных веществ и из клеток большого диаметра. Внешний слой уплотненных толстостенных гиф мицелиального тяжа, состоящий в основном из мертвых клеток, выполняет защитную функцию, а внутренняя часть — запасную и проводящую функции. Здесь идет накопление и передвижение питательных веществ по широким просветам гиф. Это передвижение становится особенно интенсивным в период образования плодовых тел. Реже на субстрате образуется мицелиальная пленка гастеромицетов.

На грибнице (часто на мицелиальных тяжах) формируются плодовые тела диаметром 1—70 см и различной массы, которая может быть даже око-

ло 12,5 кг, как у огромного дождевика *лангерманнии гигантской* (*Langermannia gigantea*, рис. 212), найденной в 1967 г. в пригороде Москвы. В Северной Америке был обнаружен еще более крупный экземпляр, имевший сплюснутую форму. Он достигал 1,6 м длины, 1,35 м ширины и 24 см высоты. Подобные находки редки. Однако встречаемость плодовых тел дождевиков массой 1—3 кг и диаметром 25—30 см — явление частое. Обычно такие крупные плодовые тела находят на Тянь-Шане — в районе озера Иссык-Куль. Крупных размеров достигают плодовые тела видов родов *феллориния* (*Phellorinia*), *баттарея* (*Battarrea*), *бовиста* (*Bovista*). По размерам плодового тела гастеромицеты — рекордсмены в мире грибов и лишь отдельные экземпляры трутовиков могут конкурировать с ними. В то же время кубковидные плодовые тела некоторых грибов рода *круцибулум* (*Crucibulum*) имеют диаметр всего 0,1—0,5 см и высоту 0,6—0,8 см. Столь же разнообразны плодовые тела гастеромицетов и по форме. Чаще всего в начале своего развития они шаровидные, грушевидные, яйцевидные, клубневидные или цилиндрические. У некоторых грибов эта форма сохраняется и до созревания; у большинства же при развитии плодового тела форма меняется на бокальчатую, кубковидную, блюдцевидную, воронковидную или колокольчатую, узкоцилиндрическую, веретеновидную, звездообразную, шляпковидную с хорошо развитой ножкой. Форма плодовых тел некоторых гастеромицетов столь необычна, что не поддается описанию. Так, ни с чем нельзя сравнить *клатрус*, или *решеточник красный* (*Clathrus ruber*), и *антурус*, или *цветохвостник яванский* (*Anthurus javanicus*, синоним — *псевдоколюс веретеновидный* — *Pseudocolus fusiformis*, табл. 37), которые иногда встречаются в лесах Закавказья.

Феллориния шишковатая (*Phellorinia strobilina*, рис. 213) — обитатель пустынных и полупустынных зон — встречается в Казахстане.

Плодовые тела родов *гнездовка*, или *нидулария* (*Nidularia*), и *круцибулум* (*Crucibulum*, табл. 38) похожи на птичьи гнезда с лежащими в них яйцами, отсюда и название всего порядка гнездовковые (*Nidulariales*). Они встречаются довольно часто на гнилой древесине и совсем непохожи на другие грибы. Их плодовые тела имеют вид маленьких (обычно диаметром не более 1—1,5 см) широко открытых чашечек или бокальчиков, в которых лежат, как яйца в гнезде, округлые тельца — *периидии*. Тропические виды гастеромицетов (роды *Phallus*, *Dictyophora*, *Podaxis*, *Simblum*, *Clathrus*) имеют столь причудливую изящную форму и яркую окраску, что немецкие ботаники называли их «грибы-цветы». Указанные выше решеточник и цветохвостник вполне оправдывают это название, так как окраска их ярко-красная, как у цветков (табл. 37).

Диктиофора двоянная (*Dictyophora duplica-*

ta) носит довольно романтическое для гриба название — «дама под вуалью» или «дама с покрывалом» — и встречается изредка на почве в лесах Средней Азии и Приморья. Плодовое тело этого гриба имеет вид шляпки с сетчатым рельефом на поверхности, сидящей на длинной полой ножке с дырчатой поверхностью. Из-под этой шляпки на ножку спускается ажурная, как бы кружевная «юбочка», так называемый *индузий* (табл. 37).

У многих тропических диктиофор плодовое тело и индузий окрашены в контрастные тона. Вот как описывает свое впечатление о многообразии грибов в тропическом лесу Аргентины известный путешественник и натуралист Джеральд Даррелл: «Никогда ни в одной части света я не видал такого богатства грибов, усеивавших лесную почву, валежник и даже деревья. Они были всех цветов, от винно-красного до черного, от желтого до серого, и фантастически разнообразны по форме. Некоторые были красные и имели форму венецианских кубков на тонких ножках; другие, все в фиолетовых отверстиях, напоминали маленькие желто-белые изогнутые столики из слоновой кости; третьи были похожи на большие гладкие шары из смолы или лавы — черные и твердые, они покрывали всю поверхность подгнивших бревен, а иные, скрюченные и ветвистые, как рога миниатюрного оленя, были, казалось, изваяны из полированного шоколада. Одни грибы выстроились в ряды, словно красные, желтые, коричневые пуговицы на манишках упавших деревьев; другие, похожие на старые желтые губки, свисали с ветвей и источали едкую жидкость. Это был колдовской пейзаж».

Очень часто причудливая форма и яркая окраска плодовых тел (в основном порядок фаллюсовых) сопровождаются резким, неприятным для человека запахом падали. Этот запах и окраска привлекают насекомых, которые, ползая по ослизняющемуся плодовому телу, захватывают на лапках базидиоспоры и распространяют их. Таким образом, яркая окраска и запах грибов имеют большое биологическое значение.

Большинство гастеромицетов — обитателей умеренных зон имеют плодовые тела темных буроватых окрасок. Их споры при созревании распространяются ветром. Плодовые тела гастеромицетов могут быть подземные, клубневидные, более примитивные по своему строению, полуподземные и наземные. Наземные плодовые тела бывают сидячие, как у бовисты, с ложной ножкой в виде джакя, как у *бовисты*, с ложной ножкой в виде стерильной суженной неплодоносящей нижней части плодового тела, как у *головача*, и с настоящей ножкой (род *Tulostoma*, рис. 214). У некоторых представителей образуется особый плодono-сец, часто в виде ножки, обычно ячеистой или губчатой структуры — *рецептакул* (род *фаллюс*).

Оболочка плодового тела — *перидий*. У большинства гастеромицетов он развит очень

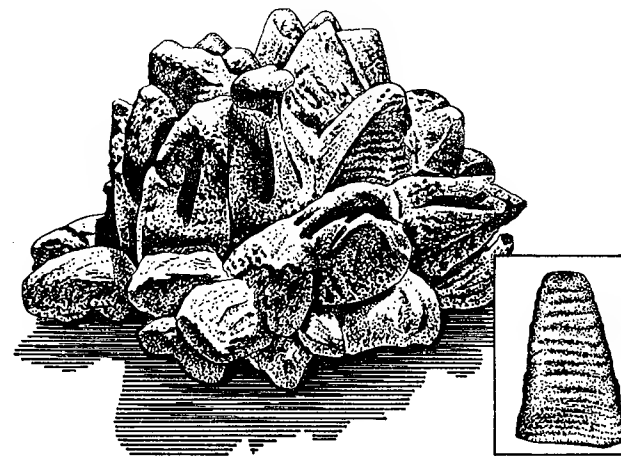


Рис. 213. Пустынный гриб феллориния шишковатая (*Phellorinia strobilina*).

Плодовое тело (уменьшено) и фрагмент плодового тела.

хорошо и бывает одно-, двух- и многослойный. В этом случае различают наружный слой — *экзоперидий* и внутренний — *эндоперидий*. Экзоперидий может иметь сложную структуру и состоять из нескольких слоев. Поверхность экзоперидия бывает гладкая, но чаще она покрыта бородавками, чешуйками или собранными в звездообразные группы шипами. Выросты экзоперидия часто отпадают, оставляя на его поверхности следы. Иногда и сам экзоперидий частично или полностью слущивается, обнажая тонкий пергаментно- или бумагообразный перепончатый эндоперидий. У представителей порядка фаллюсовых эндоперидий толстый, студенистой консистенции. Гладкий экзоперидий может быть тонким и толстым. В последнем случае он разламывается струпами.

У грибов рода *звездовик*, или *геаструм* (*Geastrum*), экзоперидий раскалывается правильными радиальными лопастями, которые отгибаются назад, так что плодовое тело приобретает форму звезды, отчего виды этого рода, растущие обычно на почве в хвойных лесах, реже на открытых местах, получили название звездовиков, или земляных звездочек (рис. 215). Эндоперидий раскрывается разными способами: одиночными или многочисленными отверстиями на вершинах плодовых тел; продольными трещинами или экваториальным разрывом с последующим исчезновением верхней части плодового тела, как у грибов рода *баттарея*. Часто отверстие в эндоперидии на вершине плодового тела бывает снабжено конически вытянутым хоботком — *перистомой*, как у грибов рода *геаструм* (рис. 215).

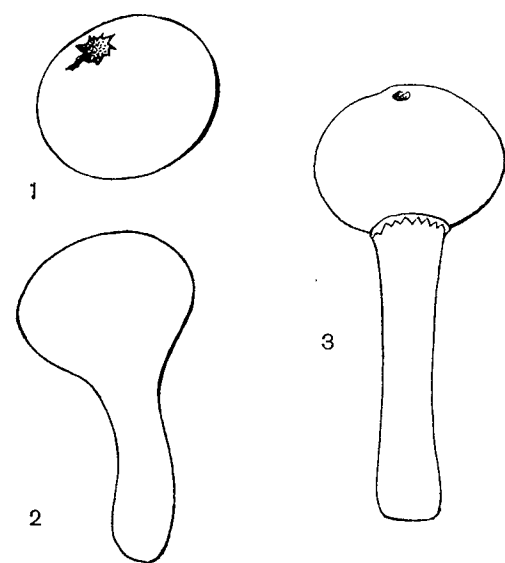


Рис. 214. Расположение плодовых тел на субстрате у гастеромицетов:

1 — сидячие (у порховки); 2 — с ложной ножкой (у головача); 3 — с настоящей ножкой (у тулостомы).

Внутренняя часть плодового тела гастеромицетов называется *глебой*. У молодых плодовых тел глеба всегда белая или сероватая, затем, по мере формирования и созревания находящихся в ней базидиоспор, она темнеет и приобретает оливковую, оливково-бурю, лиловато-бурю, коричневую окраску. Молодая глеба рыхлая, однородная. Затем, по мере развития плодового тела, в ней образуются камеры (полости) различной формы. Поверхность камер выстлана гимением, который состоит из округлых, коротких, часто неправильной формы базидий. На длинных стеригмах базидий формируются базидиоспоры. У некоторых родов базидии не образуют гимения, а расположены в камере беспорядочно. Камеры отделены друг от друга бесплодными участками глебы — *трамами*, состоящими из сплетения гиф. У большинства видов при созревании плодового тела базидии и трамы разрушаются и базидиоспоры свободно лежат внутри перидия. Часть гиф трамы у ряда родов (*Lycoperdon*, *Bovista*, *Geastrum*, *Calvatia*, *Tulostoma*) сохраняется и идет на образование особых волокон — *капиллиция*, разрыхляющего массу зрелых базидиоспор (рис. 216). У некоторых грибов (род *Scleroderma*) трама сохраняется при созревании плодового тела. В этом случае внутреннее содержимое зрелого плодового тела остается плотным, мясистым, и имеет на разрезе мраморный рисунок, образующийся за счет чередования камер, темноокрашенных от присутствия базидиоспор, и более светлых трам между ними.

Расположение споронного слоя внутри плодовых тел может быть различным. Выделяют не-

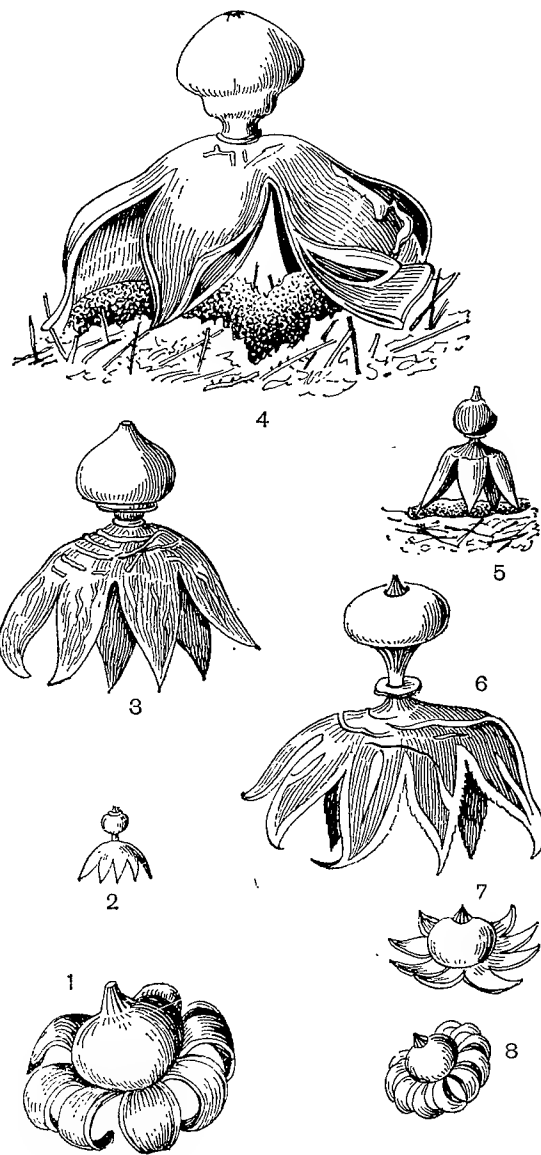


Рис. 215. Звездовики (Geastrum).
1 — каштаново-коричневый (G. badium); 2 — маленький (G. minutum); 3 — увенчанный (G. coronatum); 4 — сводчатый (G. fornicatum); 5 — четырехлопастный (G. quadrifidum); 6 — гребенчатый (G. pectinatum); 7, 8 — полевой (G. campestre).

сколько типов развития и расположения спороносного слоя в глебе (рис. 217):

1) лакунарный, или камеровидный тип — в недифференцированной первичной ткани возникают замкнутые камеры или щели, стенки которых покрыты беспорядочно расположенными базидиями (роды Melanogaster, Scleroderma, Nidularia и др.);

2) коралловидный тип — в центре глебы имеется бесплодная часть, к периферии от нее идут коралловидные полости, где находятся базидии с базидиоспорами, расположенными по стенкам этих полостей правильным слоем — гиме-

нием. Центральная бесплодная часть глебы образует столбик (роды Lycoperdon, Geastrum, Hymenogaster и др.);

3) многояпочный тип — спороносные участки глебы формируются в нескольких местах плодового тела независимо друг от друга (роды Clathrus, Phallo-gaster и др.);

4) однояпочный тип — первая камера глебы образуется в виде кольцевидной впадины. Эта впадина по мере развития плодового тела дифференцируется в первичную глебу и вершину столбика. Пластинки трамы растут, ветвятся, образуют анастомозы и таким образом в этом участке глебы формируются камеры, покрытые гимением. Этот тип характерен только для части гастеромицетов с наземными плодовыми телами. Он обеспечивает им мощное развитие рецептacula — плодоноса, выносящего глебу на значительное расстояние над поверхностью почвы, что, в свою очередь, обеспечивает лучшее распространение спор. Такой тип развития плодовых тел характерен для видов порядков фаллюсовых и подаксовых.

Базидии гастеромицетов не имеют перегородок (это одноклеточные холобазидии) и несут 1—14 базидиоспор. У большинства видов по 4 базидиоспоры на базидии. Но иногда у грибов одного и того же рода число спор на базидии может значительно различаться. Так, у гаутиерии (Gautieria) число спор варьирует от 1 до 4, а у калостомы (Calostoma) даже от 3 до 14. Споры гастеромицетов располагаются на базидиях по-разному: чаще на вершине базидии или реже по ее бокам (род Tulostoma), на стеригмах одинаковой (род Sphaerobolus) или разной (род Lycoperdon) длины. У некоторых видов споры сидячие, как в роде фаллюс (Phallus), что связано с распылением глебы в слизистую массу и переносом спор насекомыми. В этом случае нет необходимости в активном отбрасывании спор и, следовательно, в наличии стеригмы. Форма спор, их размеры, строение оболочек очень различны. Они бывают шаровидные, эллипсоидальные, лимоновидные или почти цилиндрические. Оболочка гладкая или с разнообразной «скульптурой» на ее поверхности в виде шипов, бородавок и т. д. (рис. 216).

Эволюция плодовых тел гастеромицетов шла по пути выработки различных приспособлений для рассеивания спор. У гастеромицетов с подземными плодовыми телами, похожими на настоящие трюфели, например у рода меланогастер (Melanogaster) со съедобным видом (M. broomeianus), плодовые тела обладают приятным фруктовым запахом. Распространение спор происходит с помощью животных, поедающих плодовые тела.

Ароматный или едкий запах, привлекающий насекомых и грызунов, имеет большинство грибов порядка гименогастеровых. Насекомые и грызуны охотно поедают их подземные плодовые тела.

Споры проходят через кишечный тракт неповрежденными, выделяются с экскрементами, и таким образом происходит их распространение.

У большинства гастеромицетов с наземными плодовыми телами распространение спор осуществляется токами воздуха. Их плодовые тела шаровидной или грушевидной формы открываются обычно на вершине, и пылевидная масса спор, лежащая внутри перидия, высевается наружу небольшими порциями при толчках от проходящих животных или при порывах ветра. Далее споры разносятся токами воздуха. В некоторых местах такие грибы (в основном из родов дождевик и порховка) называют «дедушкин табак» или «чертов табак».

Зрелые сухие плодовые тела дождевиков и порховок использовались североамериканскими индейцами и некоторыми африканскими племенами на охоте. Они даже в неподвижном воздухе тропического леса или саванны умели определять слабо заметное движение воздуха по направлению полета легких спор дождевиков. Это давало им возможность подобраться к зверю с подветренной стороны.

У грибов степного и полупустынного рода батарея происходит отделение всей верхней части перидия за счет образования экваториальной трещины на поверхности плодового тела; споровая масса оказывается почти полностью раскрытой и легко сдувается ветром. У некоторых грибов плодовые тела отрываются от субстрата и, гонимые ветром, как перекаати-поле, рассеивают споры. Форма плодовых тел таких видов обычно округлая, почти шаровидная. Таковы роды Bovista, Disciseda. Бывает, что зрелая глеба выпадает из плодового тела и также переносится ветром по поверхности почвы. При этом она постепенно распадается на отдельные участки и рассеивает споры. Таковы грибы родов бовиста, кальвазия, а также звездовик черноголовый (Trichaster melanoscephalus, табл. 38) и миценаструм толстокожий (Mycenastrum corium, табл. 40). Это в основном виды открытых степных пространств и полупустынь.

Процессу рассеивания спор у грибов порядка Lycoperdales и их высыпанию из плодовых тел (особенно у лесных и луговых мезофитных видов) способствуют гигроскопические изгибания нитей капиллиция. Капиллиций, находясь в споровой массе, разрыхляет ее, так как его нити при уменьшении влажности сокращаются, а при ее увеличении удлиняются. Это позволяет спорам лучше высеваться из плодового тела. Выбрасывание спор у гастеромицетов происходит постепенно. Так, у грибов порядка ложнодождевиковых созревание спор начинается от вершины плодового тела и идет к основанию; споры освобождаются из полостей глебы в течение нескольких месяцев.

Распространение спор у гастеромицетов порядка фаллюсовых со слизистой, сильно пахнущей

или яркоокрашенной глебой происходит, как описано выше, с помощью насекомых, привлекаемых их запахом или окраской. У небольшой части гастеромицетов вся созревшая глеба со спорами выбрасывается из плодового тела на несколько метров, например в порядке нидуляриевых в роде сфероболус. В этом случае у шаровидного плодового тела экзоперидий разрывается звездообразно от вершины к основанию и затем происходит быстрое выворачивание наизнанку внутреннего слоя экзоперидия. Вследствие этого глеба,

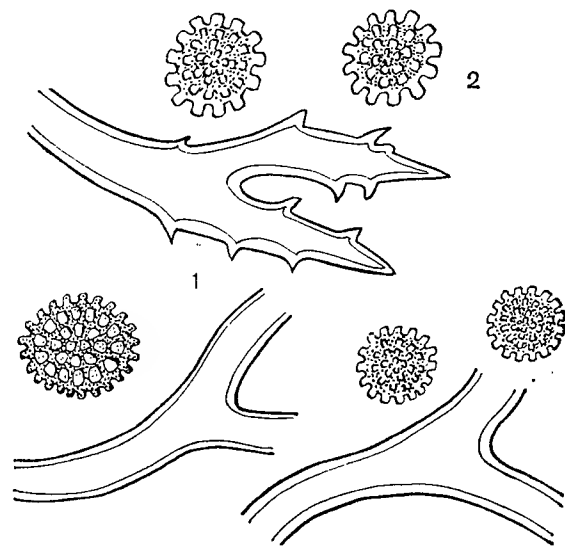


Рис. 216. Капиллиций (1) и споры (2) гастеромицетов.

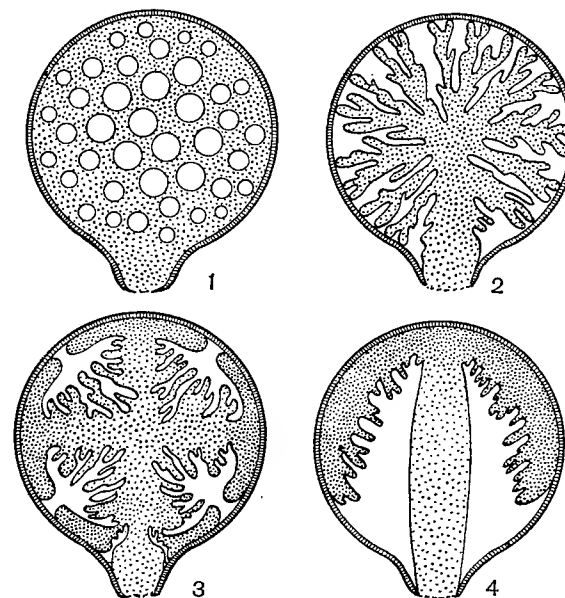


Рис. 217. Типы глебы:
1 — лакунарный; 2 — коралловидный; 3 — многояпочный; 4 — однояпочный.

одетая эндоперидием и не прикрепленная к экзоперидию, получает сильный толчок и отбрасывается на несколько метров (рис. 218).

У ряда гастеромицетов плодовые тела образуют ножку (роды *Battarea*, *Tulostoma*, *Podaxis*) или ножковидный рецептакул (род *Phallus*). Их образование происходит за счет уменьшения спорообразующей массы глебы. Это хотя и приводит к уменьшению споровой массы на некоторую высоту над поверхностью почвы, что способствует лучшему их распространению в пространстве, и таким образом имеет приспособительное значение.

Плодовые тела крупных гастеромицетов образуют огромное количество спор. Они считаются одними из самых плодovitых организмов. Так, плодовое тело лангермании гигантской имеет величину с большой арбуз и образует до 7,5 триллиона спор, т. е. приблизительно столько же, сколько их в 400 плодовых телах шампиньона обыкновенного. Если бы каждая из этих спор проросла и дала только по одному плодовому телу, а из каждой споры последних тоже развилось бы по одному плодовому телу, то объем плодовых тел в третьем поколении превысил бы объем земного шара в 800 раз. Так как этот гриб встречается сравнительно редко, то легко видеть, как мало спор попадает в подходящие условия, чтобы прорасти и образовать грибницу и новое плодовое тело. Это показывает также, какое малое значение имеет количество спор в общем комплексе факторов, обуславливающих расселение данного вида.

Очень крупное плодовое тело лангермании гигантской, найденное в Северной Америке, длиной 1,6 м и шириной 1,35 м, имело до 160 триллионов спор.

Как и большинство грибов, гастеромицеты отличаются быстротой роста. И в этом они рекордсмены. Обычный период роста и развития плодового тела гриба от момента его закладки в виде клубочка на грибнице до созревания составляет 10—14 дней в зависимости от условий среды (температуры, влажности почвы и воздуха и т. д.). И за эти 10—14 дней шляпочный гриб полностью развивается, а плодовые тела некоторых гастеромицетов достигают огромных размеров (диаметром до 0,5 м и более).

Не все механизмы этого чудесного роста можно пока объяснить. Но один из них таков. Особенность развития плодовых тел некоторых грибов состоит в том, что в их зачатке находятся уже хорошо

сформированные элементы будущего плодового тела. Быстрый рост гриба часто происходит за счет интенсивного растягивания всех его частей. При этом скорость вытягивания рецептакула гастеромицета *веселки обыкновенной* (*Phallus impudicus*) достигает 5 мм/мин! Это вообще наибольшая скорость роста, известная у растений.

Гастеромицеты объединяют около 1000 видов, относящихся к 110 родам. При этом необходимо отметить, что точное количество видов гастеромицетов в мире еще не установлено.

В последние годы описаны новые виды порядка *дождевиковых*, или *ликопердовых* (*Lycoperdales*), из Непала (Юго-Восточная Азия) и Чили (Южная Америка), а также рода *циатус* (*Cyathus*) с Гавайских островов и из Мексики, новый вид рода *клатрус* (*Clathrus*) с Гавайских островов и др. Можно предположить, что более интенсивное изучение флоры тропической зоны значительно пополнит число видов этих и других родов гастеромицетов. В СССР насчитывают более 40 родов, около 170 видов гастеромицетов.

Разные исследователи выделяют различное число порядков гастеромицетов, чаще всего 9—11 порядков. Их делят на две группы. Первая группа, объединяющая 6 порядков, характеризуется тем, что глеба обнажается довольно рано. У зрелых плодовых тел глеба слизистая, кашеобразная, реже распадается в порошок, содержащая только споры без капиллиция. Гимений состоит из базидий, образующих более или менее правильный палисадный слой. Тип развития глебы одношляпочный, многошляпочный, или коралловидный. Таковы порядки: *фаллюсовые* (*Phallales*), *гистерангиевые* (*Hysterangiales*), *гименогастровые* (*Hymenogastreales*), *гаутиериевые* (*Gautieriales*), *гастроспоровые* (*Gastrosporales*) и *подаксовые* (*Podaxiales*).

Следующие 5 порядков характеризуются тем, что глеба обнажается только после полного созревания и отбрасывания спор, когда она уже почти разрушена. Чаще всего она распадается в порошок, который содержит споры и капиллиций. Гимений состоит из базидий, разбросанных в камерах пучками или (реже) равномерно выстилающих камеру внутри. Тип развития глебы лакунарный.

Сюда входят порядки: *дождевиковые* (*Lycoperdales*), *меланогастровые* (*Melanogastreales*), *ложнодождевиковые* (*Sclerodermatales*), *тулостомовые* (*Tulostomatales*) и *гнездовковые* (*Nidulariales*).

Многие виды гастеромицетов — космополиты.

По приуроченности к субстрату среди них можно выделить 4 экологические группы.

ГАСТЕРОМИЦЕТЫ-ЛИГНОФИЛЫ

Первая четко очерченная экологическая группа гастеромицетов — **лигнофилы**, поселяющиеся на растительных остатках: мертвой древесине, валежнике. Это типичные обитатели лесов. Они мезофилы: для их развития необходимо значительное, более или менее постоянное количество влаги. Наиболее характерные лигнофилы, обитатели полуразложившейся древесины и других растительных остатков, — это грибы из порядка *гнездовковых* (*Nidulariales*).

Одни из типичных лигнофилов — грибы рода *круцибулум* (*Crucibulum*), имеющие цилиндрические или колокольчатые, удлинённые, сидячие плодовые тела, покрытые однослойным перидием. Перидий раскрывается на вершине равными краями. Отверстие при этом прикрыто двухслойной оболочкой — **эпифрагмой**. Глеба состоит из многочисленных перидиолей, прикрепленных длинным белым шнуром к маленькому бородавчатому выросту на внутренней стенке перидия. Перидиоли линзовидные.

Род содержит 2 вида, различающихся по форме спор.

Наиболее распространен *круцибулум гладкий* (*C. laeve*, табл. 38) с эллипсоидальными спорами. Он растет обычно группами на гнилушках, засохших стеблях травянистых растений, реже на почве в лесах и садах. Плодовое тело его, высотой до 1 см, сначала шаровидное, а затем кубковидное или цилиндрическое, желтоватое, к основанию белое, прикрытое эпифрагмой. Внутренняя поверхность перидия гладкая, серая, блестящая. Перидиоли линзовидные, желтовато-белые, со шнуром. По-видимому, это вид космополитный.

Другой близкий к предыдущему род — *бокальчик*, или *циатус* (*Cyathus*). Для него характерны ширококубковидные плодовые тела с зубчатыми краями и однослойной эпифрагмой. Перидий трехслойный. Перидиоли также многочисленные, линзовидные, но темные, темно-коричневые или черные, прикрепленные к перидию шнуром. Род насчитывает около 60 видов.

Наиболее часто встречается *бокальчик Олла* (*C. olla*) с бокаловидным плодовым телом деревянистой консистенции, высотой 10—15 мм и шириной 8—10 мм. Перидий снаружи светло-охряный, внутри ровный, блестящий, свинцовый или коричневый (рис. 219). Растет на гнилушках в лесах, садах и иногда на почве.

Другой широко распространенный вид — *бокальчик полосатый* (*C. striatus*). Его перидий снаружи покрыт темно-ржавым войлоком, а внутри он продольно-бороздчатый, свинцово-серый, до чер-

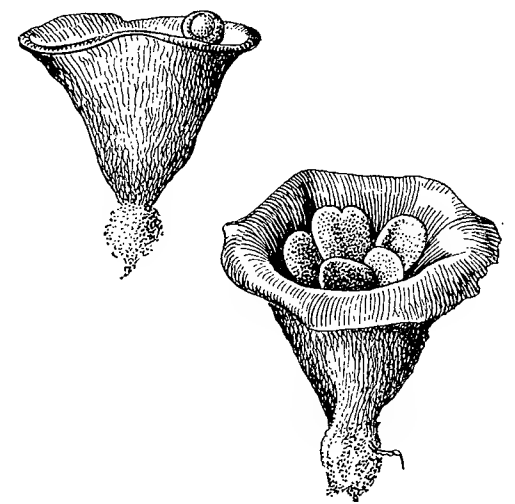


Рис. 219. Бокальчик Олла (*Cyathus olla*).

ного внизу. Перидиоли серебристо-коричневые. Плодовое тело колокольчатое или удлинённо-воронковидное, диаметром 0,7—1 см (табл. 38).

Третий род — *гнездовка*, или *нидулярия* (*Nidularia*). Перидиоли гнездовок чаще коричневые, лежат свободно в полости плодового тела, не прикреплены шнуром, как у грибов двух предыдущих родов. Перидий однослойный. Плодовые тела без эпифрагмы. Сами плодовые тела шаровидные или кубковидные, маленькие, сидячие. Всего описано 23 вида. Чаще встречается 8—9 видов.

Наиболее обычна *гнездовка подушковидная* (*N. pulvinata*), встречающаяся на гниющих ветвях, листьях, хвое, изредка на почве и истлевших тканях. Плодовые тела высотой 0,3—0,4 см и шириной 0,5—0,6 см, сидящие на высоком основании. Перидий снаружи грязно-белый. Перидиоли почти шаровидные, рыжеватые или каштаново-коричневые, блестящие. Сначала они расположены в густой слизистой жидкости, вскоре высыхающей.

Мелкие шаровидные плодовые тела имеют грибы рода *сфероболус* (*Sphaerobolus*), также растущие на гнилушках. Плодовые тела обычно образуются скученными группами и имеют многослойный, быстро разрывающийся перидий. В плодовом теле образуется всего одна перидиоля, с силой выбрасываемая из плодового тела. Род содержит 7 видов. Наиболее часто встречается *сфероболус звездчатый* (*S. stellatus*). Плодовое тело в виде замкнутого кубка или шаровидное, диаметром 1—2 мм. Перидий разрывается звездчато от вершины к основанию на 5—8 лопастей, и затем происходит быстрое выворачивание наизнанку его внутреннего слоя, вследствие чего сформировавшаяся к этому моменту перидиоля получает сильный толчок и выбрасывается (рис. 218). Сама перидиоля

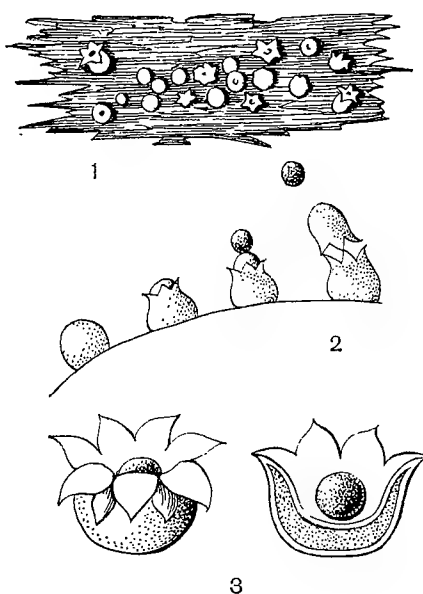


Рис. 218. Сфероболус (*Sphaerobolus*).

Схема строения плодового тела и схема механизма отбрасывания глебы: 1 — внешний вид плодовых тел на субстрате; 2 — последовательные стадии отбрасывания глебы; 3 — плодовое тело.

диаметром 1 мм, коричневая, шаровидная, блестящая, мягкая, мясистая, с толстой оболочкой. Растет этот гриб на гнилушках, остатках травянистых растений и на помете травоядных животных.

К литнофилам относится и часть видов рода *дождевик* (*Lycoperdon*) из порядка *дождевиковых* (*Lycoperdales*), например широко распространенный *дождевик грушевидный* (*L. pyriforme*), который, поселяясь на различных гнилушках, плодоносит обильно и продолжительно. Растет он преимущественно на древесине лиственных, реже на древесине и шишках хвойных пород скученными группами. Иногда встречается на покрытых мхом основаниях живых деревьев и изредка на почве среди мхов. Плодовые тела большей частью грушевидные, булавовидные, реже почти шаровидные, высотой 1—7 см и шириной 0,5—2 см. У основания имеются хорошо развитые, белые, длинные, корневидные мицелиальные шнуры. Экзоперидий белый, позже охряный, в зрелом состоянии коричневый, мучнистый или мелкощетиный. Эндоперидий гладкий, открывается на вершине маленьким отверстием.

Этот космополитный вид найден на всех континентах, кроме Южной Америки. В СССР встречается от Архангельской области на севере до Армянской и Узбекской ССР на юге, от Прибалтики на западе до Приморского края на востоке.

Другой литнофил из этого же рода — *дождевик ежевидноколючий* (*L. echinatum*, табл. 39). Хотя он распространен очень широко, встречается редко и одиночными экземплярами в тенистых лиственных лесах. Растет на почве, где много валежника. Плодовое тело обратно грушевидное, диаметром 2—4 см, с короткой «ножкой», переходящей в корневидный белый шнур грибницы. Экзоперидий состоит из удлиненных заостренных шипов, часто изогнутых, длиной до 5 мм, в основании плодового тела палевых, позже охряных и коричневых. Из-за этих шипов гриб и получил свое название. Эндоперидий тонкий, светло-коричневый, с сетчатым узором и маленьким отверстием на вершине.

К группе литнофилов относятся некоторые виды рода *головач* (*Calvatia*).

В жизни леса эта экологическая группа играет значительную роль, являясь активным разрушителем лесного валежника.

Имеются среди гастеромицетов также две небольшие упомянутые выше группы микоризных и паразитных видов.

Гастеромицеты других экологических групп приурочены к различным растительным формациям и связаны в своем распространении с определенными физико-географическими зонами. Поэтому среди них легко выделить виды лесные, луговые, степные, полупустынные и пустынные.

ПОЧВЕННЫЕ ЛЕСНЫЕ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ-САПРОТРОФЫ

Лесные почвенные сапротрофы-гастеромицеты обитают на почве под пологом леса, по условиям роста и развития близки к соответствующей группе шляпочных (агариковых) грибов. Это влаголюбивые виды. К ним относят представителей порядка *фаллюсовых* (*Phallales*). Они встречаются в различных типах леса, от смешанных лесов умеренной зоны до тропических, где их видовой состав более богат, а форма плодовых тел и их окраска очень разнообразны.

В наших лесах типична *веселка обыкновенная*, или *фаллюс* (*Phallus impudicus*, табл. 37), привлекающая внимание своим резким, неприятным запахом разлагающейся падали. Запах этот свойствен всем видам порядка фаллюсовых и имеет для них большое биологическое значение, привлекающая на расплывающуюся глебу насекомых, которые и переносят таким образом находящиеся в слизи базидиоспоры. Плодовое тело веселки вначале имеет вид белого, сероватого или слегка желтоватого шара (или яйца) довольно крупных размеров, диаметром до 5—6 см, на белом мицелиальном тяжке. Молодые плодовые тела веселки в Западной Европе имеют народное название «чертово яйцо» или «дьяволово яйцо». Внешний слой оболочки перепончатый, внутренний — студенистый. Внутри оболочки дифференцируется бесплодная часть — рецептакул — в виде цилиндрического столбика, полого внутри со стенкой губчатого (пещеристого) строения. На вершине рецептакула обособляется в виде колокола или шляпки спороносная глеба. При созревании рецептакул быстро вытягивается и достигает длины 30 см, разрывает оболочку плодового тела и поднимает на вершине черно-зеленоватую ячеистую глебу в виде конусовидной шляпки с маленьким диском.

На территории Чехословакии, хотя и редко, встречается разновидность веселки с красным экзоперидием и желтоватым диском на конце шляпки. Глеба вскоре расплывается в черно-зеленую слизь, содержащую базидиоспоры и стекающую каплями. Выделяющийся при этом запах привлекает мух, разносящих споры. Развитие гриба происходит в течение двух месяцев, а образование плодовых тел — в течение нескольких часов. Веселку обыкновенную применяют в народной медицине как средство против подагры и ревматизма под названием «земляное масло». При этом используют внутреннюю слизистую оболочку. Гриб не ядовит, и, по указаниям некоторых авторов, молодой гриб в стадии яйца съедобен и вкусен.

Есть сведения, что веселка обыкновенная (в зависимости от условий произрастания) может быть не только сапротрофом, но и микоризообразователем с дубом, буком и некоторыми кустар-

никами, под которыми она встречается особенно часто, а также паразитом роз и виноградной лозы. Этот гриб широко распространен в лесных зонах почти всех частей света.

Род фаллюс содержит около 20 видов. На территории СССР встречается всего 2, из которых описанный выше наиболее распространен. Другой типично лесной вид — *фаллюс красноватый* (*Ph. rubicundus*), яркий тропический вид, широко распространенный почти по всем тропикам и субтропикам (Америка, Западная Африка, Мадагаскар). В СССР не встречается. В основном он растет в лесах, хотя встречается иногда и вне их. Молодое плодовое тело яйцевидное, часто с одним мицелиальным тяжком. Оболочка от белой до светло-коричневой; рецептакул высотой до 15 см, ножковидный, губчатый, мясо-красный. Глеба оливковая, с сетчатой поверхностью. Можно отметить, что у ряда тропических фаллюсов рецептакул имеет оранжевую окраску.

Другой типично лесной род — *сетконоска*, или *диктиофора* (*Dictyophora*), почти исключительно тропический. По строению плодового тела он близок к фаллюсу. Характерная особенность диктиофор — наличие и н д у з и я, спускающегося из-под шляпки в виде ажурного «конуса», или «юбочки», до 1/3, половины или даже до конца рецептакула. На территории СССР (Казахстан, Приморский край, юг Сибири, Белгородская и Московская области) найден всего один вид этого рода — *диктиофора двояная* (*D. duplicata*, табл. 37), занесенная в Красную книгу СССР. Из всего рода это наиболее северный вид, нахождение которого отмечено также в Великобритании и Дании. Молодые плодовые тела шаровидные или яйцевидные, как у фаллюса, диаметром 4—5 см. Они белые, затем светло-коричневые до светло-мясо-коричневых, у основания с белым мицелиальным тяжком. Рецептакул цилиндрический, длиной 15—20 см, толщиной 2,5—4,5 см, с белой или светло-коричневой вольвой у основания. На его вершине шляпковидная глеба, длиной 3—5 см и такой же ширины. На ее внешней стороне — сетчатый рельеф из разветвленных и сросшихся ребер. В зрелости шляпка оливково-зеленая. Между шляпкой и верхним концом белого рецептакула прикреплен белый или слабоярко-розоватый сетчатый индузий, который свисает до половины рецептакула. Запах плодового тела неприятный, такой же как и у веселки обыкновенной. Долгое время считали, что источником запаха у фаллюсовых является глеба, и лишь в 1954 г. было установлено, что основной источник запаха — рецептакул, в то время как глеба не пахнет. В связи с этим биологическая роль индузии как части рецептакула у рода диктиофора, относящегося к этому же порядку, заключается в увеличении поверхности ткани, издающей запах. Остальные диктиофоры, число которых разными авторами устанавливается по-разному (от 4 до 30),

исключительно тропические и отличаются контрастными цветами рецептакула, индузии и глебы. Диктиофору двояную, так же как и веселку обыкновенную, применяют в народной медицине.

Род *мутинус* (*Mutinus*) содержит 10 видов, преимущественно тропических. Все виды этого рода обитают в лесах. Плодовые тела, так же как и у фаллюса, издают неприятный запах падали.

Типично лесной вид, встречающийся преимущественно в широколиственных лесах на богатой гумусом почве, — *мутинус собачий* (*M. caninus*, табл. 37). Он растет также в хвойных лесах и среди кустарников, иногда вокруг гниющих стволов деревьев, всегда во влажных местах. Растет гриб обычно группами. Там, где он появился, плодоносит каждый год. В умеренной зоне плодовые тела могут появляться с июня по сентябрь. Молодое плодовое тело мутинуса белое, овальное или яйцевидное, диаметром 3—4 см. Белый перидий при созревании разрывается двумя или тремя лопастями и сохраняется у основания плодового тела. Рецептакул, в отличие от веселки, окрашенный, бледно-красновато-оранжевый, длиной 10—15 см, в верхней части заостренный и переходит в головку. Головка тонкая, не толще основания рецептакула и покрыта слизистой оливковой глебой. Гриб распространен по всей умеренной зоне северного полушария и встречается довольно часто, особенно в ее южной части. В СССР он отмечен в зоне широколиственных лесов, включая Кавказ и Дальний Восток. В лесах США (штаты Каролина, Нью-Джерси, Огайо) распространен *мутинус Равенели* (*M. ravenelii*) с беловато-желтоватым рецептакулом, красным на вершине. Этот вид только однажды был найден в Европе в Берлинском ботаническом саду, очевидно, занесенный в виде спор или грибницы вместе с почвой.

В последние годы этот вид довольно широко распространился и в СССР, где его находили уже более 300 раз на территории от Прибалтики (Латвийская ССР) до Хабаровска. В основном он встречается около человеческого жилья (в садах, огородах), на хорошо удобренной почве. Впервые гриб был обнаружен в 50-е гг. под Ригой. Однако до 1977 г. его принимали за мутинус собачий, и только в 1978 г. он был идентифицирован латвийскими микологами как новый для территории СССР вид *M. ravenelii*.

В лесах Закавказья (на территории СССР) изредка встречаются два представителя тропических грибов-цветов, также относящихся к порядку фаллюсовых. Это *решеточник красный* (*Clathrus ruber*) и *цветохвостник яванский*, или *веретеновидный* (*Anthurus javanicus*). Первый вид помимо тропиков довольно широко известен в Средиземноморье. Оба вида занесены в Красную книгу СССР.

Основное отличие решеточника от фаллюса состоит в том, что его спороносная глеба расположена не снаружи, а внутри рецептакула, имеющие-

го вид решетчатого яйцевидного образования (табл. 37). Молодое плодовое тело решеточника красного, как и всех фаллюсовых, имеет вид белого яйца, оболочка которого затем разрывается звездообразными отгибавшимися лопастями. При этом освобождается замкнутое сетчатое куполовидное образование красного цвета. На его внутренней стороне находится темно-оливковая плодущая глеба со спорами, быстро расплывающаяся в слизистую массу. Перидий обычно остается у основания рецептакула.

Цветохвостник яванский сходного строения, но его рецептакул имеет короткую ячеистую полуножку с остатками перидия у основания. От ножки вверх отходят 3—8 лопастей, сросшихся на вершине, отчего плодовое тело имеет веретеновидную форму. Лопастии вначале белые, а затем розовато-красные. Внутренняя их сторона и бока морщинистые. На внутренней стороне лопастей находится оливковая слизистая глеба (табл. 37). Другой вид — *цветохвостник Аргера* (*A. archeri*, табл. 37), отличающийся оранжево-красными лопастями, в зрелости разветвляющимися на вершине и расстилающимися звездообразно, имеет более широкий ареал и встречается не только на гумусной почве и гниющей древесине в лесах, но также на песках в пустыне и полупустыне. В СССР он найден в Казахстане, в Актюбинской области, на песках среди зарослей ив. Вообще этот тропический и субтропический вид встречается чрезвычайно редко и известен из Австралии, Новой Зеландии, Тасмании, с юга Африки и Южной Америки. Однако найден он и в Западной Европе (Великобритания, Франция, Швеция), куда, вероятно, был завезен и акклиматизировался. Такой завоз тропических видов — явление довольно частое. Например, в оранжереях Ботанического института АН СССР в Ленинграде в цветочных кадках появлялись плодовые тела решеточника красного и цветохвостника яванского, завезенные с землей вместе с финиковыми пальмами из Сухуми. Также с землей был завезен решеточник красный в оранжерею города Горно-Алтайска в Сибири. При благоприятных условиях в таких случаях возможна и акклиматизация, а следовательно, возникновение нового местобитания для грибов.

Роды решеточник и цветохвостник небольшие (по 3—7 видов). Кроме *Phallus impudicus*, съедобными в различных районах считаются мутинус Равенели, близкий к мутинусу собачьему. Несмотря на их непривлекательный вид, они считаются вкусными.

Еще более часто, чем фаллюсовые, встречаются в лесах несколько менее влаголюбивые грибы порядка *дождевиковых* (*Lycoperdales*). Хотя фаллюсовые — это типичнейшие обитатели лесов, но встречаются они обычно изредка и чаще единичными экземплярами, дождевиковые же — часто и в больших количествах. Но среди последних мало

видов, которые бы росли только в лесах и не выходили на открытые пространства. Они обитают и в лесу, и на лугах, и в полях.

Самый большой род — *дождевик* (*Lycoperdon*) — содержит 50 видов, в основном космополитных. Их можно найти и в тропиках, и в умеренной зоне почти на всех континентах. Выше были описаны виды этого рода, обитающие в лесах на гниющей древесине.

Наиболее обычный лесной почвенный вид — *дождевик шиловатый* (*L. perlatum*). Его белые шаровидные или грушевидные плодовые тела часто встречаются среди деревьев и на лесных полянах (табл. 39). Растет он и на лугах. Относится к малоизвестным съедобным грибам. Съедобен в молодом возрасте и по вкусу похож на шампиньон, а его белая рыхлая мякоть вполне может заменить пластырь при несчастном случае, так как она находится под перидием и поэтому стерильна. Плодовое тело дождевика шиловатого формируется на плотных мицелиальных шнурах. Оболочка (перидий) двухслойная: есть экзоперидий и эндоперидий. Экзоперидий расположен на эндоперидии группами в виде шипов или бородавочек. При этом один большой шип окружен группой более мелких. Вначале белая или сероватая внутренняя часть плодового тела (глеба) по мере созревания разделяется на камеры, выстланные гимением. Он состоит из округлых, коротких, часто неправильной формы базидий, на которых формируются на длинных стеригмах базидиоспоры. При созревании базидии и бесплодные участки глебы разрушаются. Внутри перидия остаются лишь темно-оливковые базидиоспоры и волокна — капицеллий, разрыхляющий массу спор. При полном созревании плодового тела эндоперидий на вершине разрывается и плодовое тело «пылит» при малейшем сотрясении — из него высыпается базидиоспоры. С момента, когда его белая мякоть начинает желтеть, он уже несъедобен.

Другой типично почвенный гриб, растущий среди опавших листьев в лесу, а также выходящий на луга, — *дождевик пустошевый маленький* (*L. pusillum*). Это также космополитный вид, но идущий далеко на север. Для СССР его северная граница проходит по линии Калининград — Пермь. Он встречается почти по всей Европе от Великобритании до Италии, в Азии (Средняя Азия, Китай, Индия), на островах Малайского архипелага, в Северной и Южной Америке, Африке. Неизвестен он только для Австралии, Новой Зеландии и Тасмании. Плодовое тело шаровидное, диаметром 1,5—2 см, с длинным мицелиальным корневидным тяжем. Экзоперидий белый, мучнистый, позже коричневатый-охряный, мелкочешуйчатый. Чешуйки быстро слущиваются. Эндоперидий охряно-коричневый, гладкий, блестящий, открывается на вершине отверстием.

Из других видов дождевиков нужно упомянуть широко встречающиеся на почве, мертвой

древесине и валежнике в лесу *дождевик* (или *дождевик*) (*L. umbrinum*), распространенный по всему северному полушарию, и *дождевик мягкий* (*L. molle*), растущий в Европе, Северной Америке, Северной Африке.

Дождевик умбровый встречается чаще в хвойных (еловых), реже в лиственных лесах. Плодовое тело этого гриба имеет грушевидную форму, ножка его кончается мицелиальным тяжем. Экзоперидий коричневый, клейкий, с темно-коричневыми тоненькими шипиками, соединяющимися группами в густо расположенные пирамидки. Эндоперидий оливково-коричневый, реже медно-красный, гладкий, открывается зубчатым отверстием на вершине. Гриб изменчив по окраске и форме.

Дождевик мягкий имеет сдавленно-округлое тело диаметром 3—4 см с суживающейся к основанию ножковидной частью. Экзоперидий бурый, шиловатый. Эндоперидий светло-коричневый, мягкий. В глебе хорошо развита стерильная колонка. Встречается на почве, гнилой древесине, опавших шишках в хвойных и лиственных лесах. В Казахстане доходит до высокогорий.

На замшелых стволах и камнях в лесах на Кавказе и в Южной Европе (Средиземноморье) встречается самый маленький из известных видов этого рода — *дождевик заостренный* (*L. acuminatum*). Отмечен он недавно и в Северной Америке. Иногда его рассматривают как разновидность дождевика грушевидного. Плодовое тело удлинено-яйцевидное, заостренное кверху, длиной 2 см и шириной около 0,7 см, на хорошо развитых мицелиальных тяжках. Экзоперидий слегка бородавчатый, реже мелкошиловатый, вначале белый, затем коричневый. Эндоперидий тонкокожистый, мягкий. Стерильный столбик в глебе едва различим. Молодые дождевики не только съедобны, но и являются еще грибом-пластырем. Его белая сердцевина, рыхлая как вата, хорошо останавливает кровь. А так как она находится внутри гриба, под его оболочкой, то она стерильна и поэтому ее можно спокойно прикладывать к ране.

Грибы рода *головач*, или *кальвацци* (*Calvatia*), тоже обитают на почве в лесах. Головачи относятся к тому же порядку дождевиковых и отличаются от дождевиков тем, что эндоперидий у них в верхней части полностью разрушается и плодовое тело приобретает чашеобразную форму.

Род насчитывает около 10 видов, в основном космополитов. Один из видов найден за полярным кругом — на острове Шпицберген. Это самая северная точка обнаруженных мест обитания гастеромидетов. Плодовые тела головачей овальные, шаровидные или чаще обратногрушевидные, переходящие в складчато-бороздчатую ложную «ножку», заполненную неспороносящей тканью — субглейбой. Незрелая глеба почти всегда белая; зрелая — расплывающаяся, разнообразно окрашенная: охряная, бурая, лиловая, коричневая, пурпурная, оливковая и т. д. Экзоперидий

бородавчатый или гладкий, слушающийся или опадающий струпьями. Эндоперидий гладкий.

Специфически лесных видов, произрастающих только в лесах и не выходящих на открытые пространства (луга, поля), здесь почти нет. Например, *головач чешуеносный* (*C. lepidophora*), растущий в лесах Армении, Приморского края, встречается также в южных степях и полупустынях СССР. Плодовое тело его округлое, сверху приплюснутое, диаметром 3—6 см. Экзоперидий толстый, серовато-бурого оттенка, в верхней части покрытый бородавками, вросшими в ткань, к основанию складчатый, голый, светлеющий до желто-бурого. Эндоперидий тонкий. Глеба серо-оливковая.

Другой вид — *головач продолговатый* (*C. excipuliformis*) также обитает и в лесах и на открытых пространствах (табл. 38). Растет он одиночно или группами на опушках лиственных и хвойных лесов, на полях и в степях. Съедобен в молодом возрасте. Плодовое тело обратногрушевидное, булавовидное, с хорошо заметной вытянутой в ножку частью. Экзоперидий белый, позже коричневатый, со щетинистыми бородавками, собранными в конусы. Эндоперидий тонкий. Глеба зеленовато-желтая или охряно-коричневая.

Головач пузыревидный (*C. utriformis*) имеет те же места обитания. Плодовые тела крупные, широкогрушевидные, высотой 5—16 см и шириной 4—16 см. Основание плодового тела стерильное, слабо развитое или вытянутое в ножку. Экзоперидий вначале белый, позже серо-коричневый, губчато-войлочный или бородавчатый, быстро исчезающий. Эндоперидий в виде грубой бумаги, серо-коричневый, слабоблестящий. Зрелое плодовое тело после разрушения верхней половины эндоперидия имеет вид кубка или чаши, наполненной массой спор с капицеллием. Молодой гриб съедобен. Молодую (еще белую) глебу этого головача и лугового *головача лилового* (*C. lilacina*) многие народы употребляют как стерильное кровоостанавливающее средство при различных ранениях.

Очень близок к головачу род *лангермания* (*Langermannia*). От рода головач род лангермания отличается тем, что у него глеба не отделяется перегородкой от стерильного основания. Гриб *лангермания гигантская* (*L. gigantea*) встречается в основном в лиственных лесах и иногда на открытых местах (полях, лугах), на почве, обычно среди травы. Имеет очень крупное, часто диаметром более 50 см, плодовое тело, шаровидное, сидячее, без «ножки» (рис. 212). Масса плодового тела у отдельных экземпляров достигает 20 кг. Молодой гриб съедобен и считается одним из наиболее вкусных среди дождевиковых. В литературе он известен под названием головача гигантского. Экзоперидий тонкий, как бумага, быстро растрескивается на неправильные участки и исчезает. Эндоперидий, прикрывающий глебу, довольно толстый, при созревании плодового тела растрес-

кивается на куски и распадается. Плодовое тело вначале белое, затем постепенно буреет, как и у кальваций. Гриб широко распространен, но чаще встречается в умеренном поясе. Интересно отметить, что он встречается изредка, одиночными экземплярами. При этом, появившись в каком-либо месте, он может или совсем исчезнуть, или не появляться в течение очень длительного времени. Такие виды называют «метеорными». Для территории СССР этот вид отмечен в Средней Азии, Закавказье (Армения), европейской части, на Дальнем Востоке (в Приморском и Хабаровском краях), в Сибири (Красноярский край). Водные экстракты плодового тела и культур этого гриба, полученных из базидиоспор, обладают высокой противомикробной активностью по отношению к саркоме мышей.

Выделенное из гриба антибиотическое вещество получило название к а л ь в а ц и н. Он активен против 13 из 24 изученных различных опухолей. Содержание кальвацина в плодовых телах лангермании гигантской очень мало: из 680 кг свежих грибов выделен 1 кг кальвацина. Обнаружен он и у видов рода кальвация. Очевидно, именно наличием антибиотического вещества можно объяснить использование лангермании гигантской в Западной Суссексе (Великобритания) в народной медицине при лечении оспы, крапивницы и ларингита. Имеются указания, что лангермания гигантская и головач пузыревидный обладают анестезирующим действием, подобным хлороформу.

В тропической Азии и Африке (Южная Сахара) растет лангермания Вальберга (*L. walbergii*), плодовое тело которой в диаметре превышает 15 см.

Близок к головачам и род бовиста, или порховка (*Bovista*). Эндоперидий у порховок раскрывается отверстием или щелью на вершине. Экзоперидий рано слущивается, и плодовое тело при созревании отрывается от мицелиальных тяжей, лежит свободно на субстрате. Род космополитный, распространен от субарктической зоны до тропиков, содержит около 8 видов, преимущественно растущих на открытых местах и реже в лесах. Для данного рода нужно отметить захождение некоторых его видов далеко на север — в тундру и лесотундру. Таковы порховка укореняющаяся (*B. radicata*) и порховка чернеющая (*B. nigrescens*). Последний вид — обычный обитатель лесов средних широт.

Порховка чернеющая известна для Европы и Азии (табл. 39). Растет всегда среди травы. Кроме лесов, растет на полях, лугах, пастбищах. Известна под названием «заячья картошка» и съедобна, когда плодовые тела молодые и глеба еще белого цвета. Плодовое тело округлое, шаровидное, сверху немного приплюснутое, диаметром 3—6 см. Экзоперидий перепончатый, белый, быстро исчезающий. Эндоперидий вначале светлый,

позже черноватый или черно-бурый, тонкий, жесткий, блестящий, открывающийся отверстиями с зубчатым краем. Глеба мягкая, вначале белая, позже охряная или оливковая, при полной зрелости пурпурно-коричневая.

В лесах Северной Америки распространен другой вид порховки — *B. pilea*, найденный у нас в лесотундре Якутии. Этот гриб имеет шаровидное плодовое тело диаметром 4—5 см, в молодости с белым экзоперидием, распадающимся к зрелости на чешуйки или зерна. Эндоперидий эластичный, прочный, гладкий, блестящий, черно-каштановый, открывающийся одним отверстием на вершине.

На открытых местах в лесной зоне растет порховка свинцово-серая (*B. plumbea*). Она найдена также в горах Средней Азии в лесах из тянь-шаньской ели, в яблоневых и ореховых лесах, а также на высокогорных альпийских лугах Кавказа.

Типичные лесные обитатели, часто приуроченные к определенному типу почвы (песчаной, глинистой, известковой), — грибы рода звездовик (*Geastrum*) из порядка дождевиковых (рис. 215). Их называют еще земляными звездочками за своеобразную форму зрелого плодового тела. Молодое плодовое тело у них шаровидное, закрытое. Экзоперидий трехслойный. Он разрывается сверху вниз на 4—12 неравных остроконечных лопастей, отгибающихся вниз или расстилающихся звездобразно. У некоторых видов экзоперидий не только разрывается звездобразно, но и разделяется на 2 слоя, из которых внутренний выворачивается наизнанку, оставаясь соединенным на концах лопастей с наружным слоем. Глеба, одетая эндоперидием, поднимается вверх, как бы на ножках (рис. 215). Это типично для звездовика сводчатого (*G. fornicatum*), распространенного в лесах Европы, Северной Америки, Индии, Африки, Австралии. На территории СССР он встречается на Украине и Северном Кавказе. Глеба у земляных звездочек шаровидная, покрытая тонким эндоперидием, который может образовывать маленькую ножку, расширенную в основании. В этом случае глеба уже не сидячая, а приподнимается на небольшой ножке. У вершины глебы эндоперидий разрывается одним отверстием. Отверстие часто имеет перистому — хоботок.

Род звездовик содержит около 50 видов, все они почвенные сапротрофы и несъедобны. В средних широтах в июле — августе в хвойных и лиственных лесах на песчаной и глинистой почвах среди травы растет звездовик увенчанный (*G. coronatum*). Экзоперидий у него кожистый, к зрелости разрывается на 10—17 серо-коричневых толстых лопастей, образующих звездобразное основание, на котором расположена шаровидная пурпурно-коричневая глеба, с волокнистым хоботком на вершине.

К песчаным почвам лиственных и хвойных лесов приурочен звездовик четырехлопастный (*G.*

quadrifidum). Его экзоперидий разрывается чаще на 4, реже на 4—8 неравных остроконечных лопастей, отгибающихся вниз, отчего все плодовое тело поднимается вверх на лопастях, как на ножках.

На известковых почвах по опушкам лесов, лесным полянам, а также и в степях растет звездовик мелкий (*G. minimum*) с плодовыми телами диаметром 0,3—2 см. Экзоперидий разрывается на 8—9 остроконечных лопастей. Эндоперидий, покрывающий глебу, книзу суживается в цилиндрическую ножку длиной 1—1,5 мм и толщиной 0,8—1 мм. На вершине эндоперидия — отверстие с конусовидным хоботком.

В лесах Европы, а также в горных лесах Средней Азии изредка встречается звездовик черноголовый (*Trichaster melanoccephalum*, табл. 38). Этот вид, как и дождевик гигантский, можно отнести к числу «метеорных» видов. Отмечают, что этот вид не распространен далеко на север. В Западной Европе он известен только в Венгрии, Германии, Австрии, Швейцарии. На европейской территории СССР заходит на север не дальше Московской области.

Другой вид — звездовик гребенчатый (*Geastrum pectinatum*), наоборот, найден далеко на севере — за полярным кругом, в Скандинавии.

Именно в порядке дождевиковых содержится большая часть съедобных гастеромицетов. Исследователи отмечают, что грибы из рода дождевик и головач очень мягкие и с нежным приятным вкусом. По вкусу они напоминают жареные мозги. Собирают их только когда они молодые и совершенно белые изнутри, легко разрезаются на тонкие кусочки. При этом наружную оболочку и стерильное основание отделяют.

Виды рода склеродерма (*Scleroderma*) из порядка ложнодождевиковых (*Sclerodermatales*) растут в лесах, преимущественно по опушкам, часто в степных лесопосадках, на лугах, на почве. Иногда плодовые тела закладываются как подземные, позже выходят на поверхность. Считают, что многие грибы этого рода — микоризообразователи. В отличие от внешне сходных с нею родов (дождевик, порховка, головач) род склеродерма объединяет те грибы, у которых перидий однослойный, плотный, кожистый, обычно чешуйчатый или бородавчатый, а глеба жесткая, образующая к зрелости порошок спор.

Род содержит около 60 видов, в основном космополитов. Наиболее широко распространен ложнодождевик обыкновенный (*Scleroderma aurantium*). Плодовое тело его клубневидное, диаметром 3—8 см, без ножки, с толстой плотнокожистой, бородавчатой или чешуйчатой, реже трещиноватой оболочкой, бело-желтоватой или охристой. Глеба сначала желтовато-белая, затем фиолетово-черная, в зрелости оливково-серая с беловатыми прожилками, т. е. имеет на разрезе как бы мраморный рисунок, чем отличается от настоящих дож-

девиков рода *Lycoperdon* (табл. 40). Глеба долго остается плотной. При полном созревании распадается на серовато-желтые стерильные участки и оливково-черные споры. Растет в августе — сентябре, кроме лесов, в садах. Капиллиций отсутствует. Обладает своеобразным пряным запахом, несъедобен. В больших количествах ядовит и вызывает отравление, сопровождающееся головокружением, болезненными спазмами желудка и т. п. Известный русский миколог А. А. Ячевский указывал, что ложнодождевики в молодом возрасте до созревания спор часто использовали для подделки под настоящий черный трюфель, с которым не имели ничего общего ни с ботанической, ни с кулинарной стороны.

Очень обычен в сухих сосновых лесах на песчаной почве, на вырубках, опушках и близ дорог ложнодождевик бородавчатый (*S. verrucosum*). По форме и размерам он близок к ложнодождевику обыкновенному, но отличается более толстой, грубой, пробково-кожистой, иногда почти деревянистой оболочкой (она чешуйчатая, а потом сверху растрескивается). Глеба сначала белая с желтыми прожилками, а потом серо-коричневая или оливковая.

Другой близкий к склеродерме род — красноустка (*Calostoma*) — отличается плодовыми телами с двухслойным перидием, наличием ножки и тем, что эндоперидий раскрывается на вершине звездобразным отверстием, окруженным красной каймой. В роде около 20 видов. Он известен из лесов Америки (в основном с юга США), Шри-Ланки, Индии, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. В южных районах Европы обнаружены пока 2 вида: красноустка кирпично-красная (*Calostoma cinnabarina*) и красноустка желтая (*C. lutescens*).

В СССР красноустка кирпично-красная найдена на юге Приморского края. Растет на почве в дубняках. Плодовое тело клубневидное, диаметром 1,5—2 см, светло-бурое, наверху с отверстием, окруженным красным звездобразным выростом эндоперидия, иногда с неправильно расположенными лучами (табл. 40). У основания плодового тела видны мицелиальные тяжи. Несъедобен.

В сухих лесах на каменистой почве растет звездчатка гигрометрическая (*Astraeus hygrometricus*). Это вид космополитный, распространен почти по всей лесной зоне земного шара, заходит он в степи и пустыни. Плодовое тело гриба вначале округлое, одетое четырехслойной оболочкой, диаметром 2,5—6,5 см. Экзоперидий кожистый, разрывается сверху вниз на 8—10 (иногда до 20) неравных остроконечных лопастей, которые или отгибаются вниз, или расстилаются звездобразно. Приплюснутая глеба одета вначале белым, а затем чернеющим эндоперидием, который открывается на вершине щелью, а из нее высыпается коричневые бородавчатые споры. Лопасты экзопе-

ридия при изменении влажности слегка изгибаются, то прикрывая, то открывая глебу, одетую эндоперидием (табл. 40). Отсюда и название гриба. В Северной Америке растет *звездчатка крыловидная* (*A. pteridis*), раскрытое плодовое тело которой достигает диаметра 22,5 см. Это огромная земляная звездочка.

ПОДЗЕМНЫЕ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ

Кроме напочвенных, в лесах растут и гастеромицеты с подземными плодовыми телами. Вообще гастеромицеты с подземными плодовыми телами произрастают почти исключительно в лесах. В основном это представители порядков *гименогастровых* (*Hymenogastreales*), *гистерангиевых* (*Hysterangiales*), *меланогастровых* (*Melanogastreales*). Некоторые из них — паразиты, как упомянутые выше ризопогон паразитный, но большинство — почвенные сапротрофы и, вероятно, часть из них — микоризообразователи.

У видов рода *ризопогон* (*Rhizopogon*) (порядок гименогастровых) округлое, почко- или клубневидное подземное плодовое тело, покрытое многочисленными мицелиальными тяжами. Перидий буро-оливковых тонов. Глеба зеленовато-желтая, зрелая — мягкая и расплывающаяся. Род ризопогон объединяет около 40 видов.

Один из космополитных видов, произрастающий почти во всех частях света, *ризопогон желтоватый* (*R. luteolus*) имеет съедобные плодовые тела (табл. 40). Растет он в лесах на супесчаных почвах, обычно на небольшой глубине или реже почти выходит на поверхность. Плодоносит ризопогон в умеренной зоне с июля по октябрь. Плодовое тело неправильно клубневидное или округлое, диаметром до 4 см. Перидий на воздухе матово-грязно-желтый, покрыт многочисленными разветвленными коричневыми мицелиальными тяжами. При созревании перидий растрескивается. Другой вид — *трюфель краснеющий* (*R. roseolus*) — носит не совсем точное название, так как не относится к настоящим трюфельным грибам из класса аскомицетов. Свое название гриб получил за сходство с клубневидными подземными плодовыми телами настоящих трюфелей, так как плодовые тела трюфеля краснеющего формируются в таких же условиях, как у трюфеля настоящего. Трюфель краснеющий растет в сосновых и смешанных лесах, обычно гнездами; в молодом возрасте съедобен и вкусен (табл. 40). Плодовое тело сначала развивается в верхнем слое почвы, а затем выходит на поверхность. Оно имеет диаметр 2—5 см, сначала белое, затем желтоватое или буроватое; на воздухе и от прикосновения краснеет или розовеет. В СССР встречается в Приморском крае.

Близкий к ризопогону род с подземными плодовыми телами — *октавиания* (*Octaviania*) — отличается отсутствием на перидии корневидных мицелиальных тяжей. Глеба при созревании желати-

низируется. Род имеет около 50 видов. *Октавиания Стефенса* (*O. stephensii*) обитает в почвах смешанных лесов Европы, плодонося с августа по сентябрь. Плодовые тела красновато-бурые, с морщинистой поверхностью, диаметром 0,5—2 см.

Встречается в лесах Европы и *гименогастер бородавчатый* (*Hymenogaster verrucosum*). Плодовые тела гименогастера тоже подземные и клубневидные, имеют стерильное основание, не несущее спор. Эти плодовые тела мелкие, диаметром 0,5—1 см, светло-серые, затем желтые, а сухие — коричневые. Обитает гриб под сосной, елью, березой, дубом и, возможно, образует микоризу с этими древесными породами. По указаниям ряда авторов (С. Р. Шварцман и др., 1970), некоторые грибы из порядка гименогастровых имеют приятный вкус и их употребляют в пищу в Великобритании и Японии. В Японии их даже консервируют.

Подземные виды порядка гистерангиевых встречаются преимущественно в лиственных лесах умеренной зоны Европы и Америки. Их плодовые тела также клубневидные или округлые. Консистенция перидия и глебы хрящеватая или студенистая.

Гистерангиум почковидный (*Hysterangium nephriticum*) имеет округлое, приплюснутое тело, белое, покрытое мелкими ворсинками или щетинками. Молодая глеба слегка розовая, зрелая — серовато-зеленоватая.

Единственный вид рода *фаллогастер* (*Phallo-gaster*) — *фаллогастер мешковидный* (*Ph. saccatus*). Он известен из лесов Северной Америки и Новой Зеландии. В Европе найден в Австрии и Чехословакии (в горных лесах). Плодовое тело наземное, диаметром 3—5 см, грушевидное или полушаровидное (рис. 220). Зрелое плодовое тело имеет в нижней части стерильное основание, которое проникает в глебу как столбик, изредка выступающий наружу в виде короткой ножки. Такое плодовое тело немного напоминает фаллос. Это ножковидное основание позже разрушается. Перидий гладкий, белый, затем с темными пятнами, неправильно продырявленный. Наличием ножковидного основания фаллогастер отличается от гистерангиума.

Интересны съедобные виды рода *меланогастер* (*Melanogaster*) из порядка меланогастровых. Плодовые тела его развиваются на почве под слоем опавших листьев или неглубоко в почве, обычно в лиственных лесах. Они шаровидные или неправильно клубневидные, у основания с хорошо развитыми мицелиальными тяжами. Перидий однослойный, гладкий или слегка войлочный. Глеба молодая — сочная, зрелая — плотная, не распадающаяся в порошок, что связано с распространением спор этих грибов с экскрементами поедающих их животных. В роде 14 видов, из которых 11 обитают в Европе.

Меланогастер сомнительный (*M. ambiguus*) наиболее часто встречается в дубовых и грабовых лесах с мая по октябрь. Плодовые тела его диаметром 1—3 см, вначале серо-коричневые, затем черно-коричневые. Запах зрелых плодовых тел напоминает запах пестреца или чеснока. Вкус слегка пряный, приятный. Гриб — космополит. Найден, кроме Европы и Северной Америки, в Южной Африке, Индии, Новой Зеландии.

Меланогастер бромейянус (*M. bromeljanus*) встречается в лиственных лесах умеренной зоны Европы и Северной Америки. Он имеет более крупные плодовые тела диаметром 1,5—8 см. Перидий коричневый, глеба черная или красно-черная. Подсыхающие зрелые плодовые тела обладают приятным фруктовым запахом.

Считается, что виды родов ризопогон, гименогастер и меланогастер образуют микоризу с корнями хвойных и лиственных пород, под которыми они произрастают.

ПОЧВЕННЫЕ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ ОТКРЫТЫХ ПРОСТРАНСТВ

Следующая экологическая группа, охватывающая самое большое число видов гастеромицетов, — это почвенные сапротрофы открытых пространств: лугов, степей, полупустынь и пустынь. Каждая из этих зон имеет свои специфические виды гастеромицетов.

Гастеромицетная флора лугов смешанная. Здесь часто встречаются те же виды, что обитают на почве в лесу, например *дождевик шиповатый* (*Lycoperdon perlatum*), и сравнительно небольшое число видов, растущих только на лугах (табл. 39).

Головач пузыревидный (*Calvatia utriformis*) распространен по всей территории СССР, в Европе, Северной Америке, Индии, Новой Зеландии. Плодовое тело головача округлое, диаметром 6—15 см, к основанию несколько суженное. Молодые плодовые тела белые, покрытые двухслойной оболочкой, а зрелые — серовато-буроватые или коричневые. Поверхностный слой состоит из плоских чешуек, отпадающих у зрелых грибов. Гриб малоизвестен, но съедобен (употребляют в пищу только молодые особи).

На лугах различных растительных зон растет, поднимаясь в горы до альпийских лугов, *головач лиловый* (*C. lilacina*). Плодовое тело у него крупное, яйцевидное или обратногрушевидное, с тупым толстым основанием. Оно высотой до 10 см и толщиной 7—8 см. В зрелом состоянии плодовое тело разрушается и остается только основание в виде открытой чаши, откуда ветром сдуваются споры. Глеба пурпурно-лиловая, отчего гриб и получил свое видовое название. Гриб космополитный. Волонтистую глебу головача лилового, как и головача пузыревидного, индейцы Мексики и некоторые племена Центральной Африки используют для остановки кровотечения. Растет на лугах

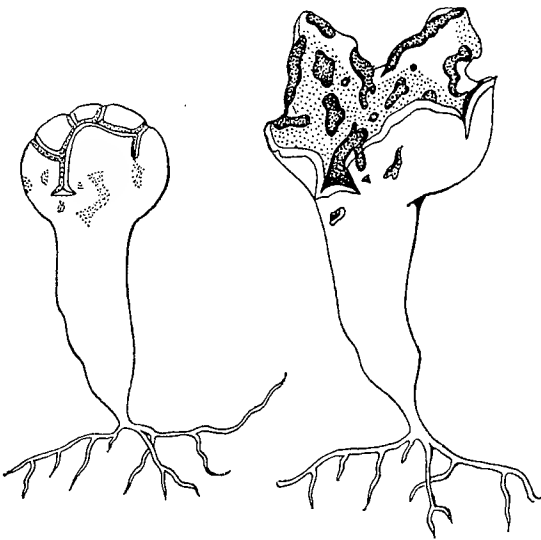


Рис. 220. Фаллогастер мешковидный (*Phallo-gaster saccatus*).

обычная в лесной зоне *порховка чернеющая* (*Bovista nigrescens*), описанная выше, а также более характерная для лугов *порховка свинцово-серая* (*B. plumbea*). Она поселяется на полянах, пустошах, лугах. Эта порховка относится к малоизвестным съедобным грибам, и употребляют ее только в молодом и свежем виде. Плодовое тело небольшое, диаметром 1,5—3,5 см, шаровидное. Покрыто двухслойной оболочкой. Наружный ее слой у молодых грибов мясистый, гладкий, белый, но к зрелости исчезает. Внутренний слой тонкий, сухой, пергаментобразный, свинцово-серый. В зрелости он имеет на вершине отверстие, через которое высыпаются (пылят) при надавливании или сотрясении бурные споры («чертов табак»). Луговым видом является и *ложнодождевик обыкновенный* (*Scleroderma aurantium*), поселяющийся также на полянах, лесных опушках. Он описан выше, во флоре гастеромицетов лесов (табл. 40).

Особенно богаты видами гастеромицеты степи. Здесь встречаются те же виды, что и на лугах, а также свои, специфичные. Из дождевиков здесь нужно отметить *дождевик полевой* (*Vascellum pratense*), растущий среди травы. Он очень близок к роду *Lycoperdon*, но отличается тем, что спорносная глеба отделена от стерильного основания плодового тела пленчатой перегородкой. Плодовое тело этого вида обратноконическое, сверху сжатое, книзу немного суживающееся. Экзоперидий белый или светло-желтоватый. Сначала он шиповатый, а затем мушкетерный. Эндоперидий тонкий, коричневый, гладкий, а у старых плодовых тел серый, блестящий. Он открывается отверстием на вершине, которое постепенно увеличивается, и затем вся глеба разрушается. Остается стерильное основание. Гриб съедобный. Отме-

чают, что поджаренный гриб по вкусу напоминает жареное мясо. Вид практически космополитный.

Из *порховок* (*Bovista*) в степях растут *порховка пустошная* (*Bovista pusilla*) с небольшими, диаметром 0,8—2,5 см, шаровидными, сплюснутыми или слабогрудшевидными плодовыми телами, с серым мицелиальным тяжем у основания. Экзоперидий сначала гладкий, кремово-белый, а затем мелкозернистый, серо-коричневый. Иногда в нижней части плодового тела он становится оранжевым. Эндоперидий тонкий, как бумага, серо-коричневый, матовый. Вид космополитный.

Другой степной гриб — *порховка укореняющаяся* (*B. radicata*), более крупная, диаметром 4—7 см. Плодовое тело шаровидное или яйцевидное, суженное к основанию, складчатое. Перидий также двухслойный. Экзоперидий толстый, сначала белый, шероховатый, затем коричнево-оливковый. Он растрескивается на неправильные чешуйчатые кусочки, которые по краю отстают и опадают. Эндоперидий гладкий, бурый, но, в отличие от предыдущего вида, с серебристым отливом.

К степным видам относят и *головач белый* (*Calvatia candida*). Он растет на лугах, часто встречается в пустынях и полупустынях. Головач белый, кроме территории СССР, известен только в Средней Европе и неизвестен в Америке, Африке, Австралии.

В степях встречаются виды рода *дисциседа*, или *тарелочница* (*Disciseda*). Этот род насчитывает около 15 видов, которые распространены в ксерофитных (засушливых) условиях степей, пустынь и полупустынь. Плодовые тела у дисцисед в основном шаровидноприплюснутые. Экзоперидий толстый, разрывается горизонтально. Верхняя его часть исчезает, а нижняя сохраняется в виде тарелочки (рис. 221).

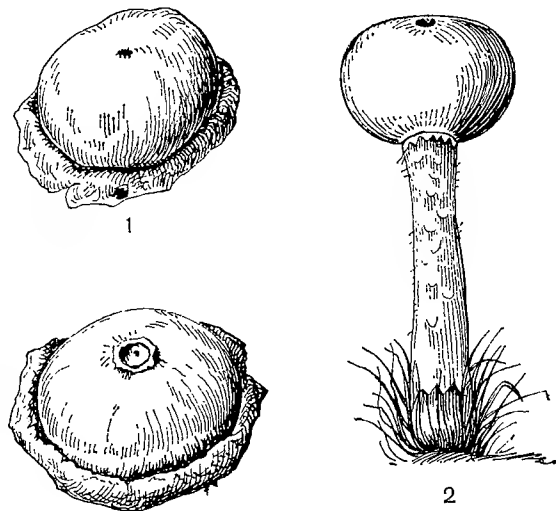


Рис. 221. Гастеромицеты:

1 — дисциседа (тарелочница) порховковидная (*Disciseda bovista*);
2 — тулостома влагалищная (*Tulostoma volvulatum*).

В СССР в степях на песчаной почве широко распространена *дисциседа белая* (*D. candida*). Плодовое тело гриба шаровидное диаметром до 2 см. Экзоперидий толстый, в верхней части исчезает, а в нижней сохраняется в виде тарелочки с прилипшими комочками почвы. Эндоперидий белый, пергаментной консистенции и открывается округлым отверстием. Между экзоперидием и эндоперидием имеется желатинированный слой. Наличие студенистого слоя характерно для многих степных и пустынных видов. Этот слой защищает внутреннюю спорообразующую часть молодого плодового тела от неблагоприятных условий окружающей среды, в первую очередь от высыхания.

Интересен степной, тоже широко распространенный вид — *миценаструм толстокожий* (*Muscenastrum corium*), съедобный в молодом возрасте. Вкус его сравнивают с жареным мясом (табл. 40). Плодовые тела чаще шаровидные, диаметром 2—10 см, сидячие, у основания сначала с мицелиальными тяжами, а затем просто с бугорком на этом месте. Экзоперидий тонкий, светло-серый. Он растрескивается на чешуйки и опадает. Эндоперидий толстый, сначала мясистый, упругий, белый, затем кожистый, твердый, шоколадно-коричневый. Он растрескивается на неправильные отпадающие куски или на звездообразные лопасти, отгибающиеся вниз. Глеба при созревании распадается и превращается в оливково-коричневый порошок.

Обитатели песчаных степей — *мириостома шейковидная* (*Myriostoma coliforme*) с многочисленными отверстиями в эндоперидии (табл. 38) и ее близкие родственники — виды рода *звездовик* (*Geastrum*) с одним отверстием в эндоперидии (рис. 215). *Звездовик маленький* (*G. minimum*) с очень мелкими плодовыми телами, диаметром 0,3—2 см, *звездовик коричнево-каштановый* (*G. badium*), *звездовик карликовый* (*G. nanum*) с плодовыми телами диаметром 0,5—3 см, *звездовик полевой* (*G. campester*) — в основном обитатели степей умеренной зоны.

В СССР в степях Сибири (Алтай, Хакасия, Новосибирская область, Забайкалье), в степях Европы, Азии, Северной Америки, Южной Африки, Новой Зеландии распространен *звездовик цветковидный* (*G. floriforme*). Вид отличается большой вариабельностью в размерах и форме лопастей плодового тела. Для степей и полупустынь также характерна и описанная выше *звездчатка гигрометрическая* (*Astraeus hygrometricus*, табл. 40).

Следует отметить, что если перечисленные степные виды встречаются иногда в лесной зоне на лугах и лесных полянах, то там они растут рассеянно, по отдельным участкам, единичными экземплярами. В степи же они произрастают вместе, встречаясь часто большими группами, что делает их характерными для этой зоны.

Значительное число степных и пустынных видов гастеромицетов относится к порядку *тулостомовых* (*Tulostomatales*), например роды *тулостома* (*Tulostoma*), *баттарея* (*Battarea*), *феллориния* (*Phellorinia*). Для них характерно в зрелости наличие хорошо развитой деревянисто-волокнистой ножки, на вершине которой дифференцируется расширенная головка. Столь же характерны для степной зоны роды *монтанея* (*Montagnea*) и *подаксис* (*Podaxis*) из порядка *подаксовых* (*Podaxiales*). Они образуют более или менее высокую ножку, превышающую в 2—6 раз диаметр спороносящей части и достигающую высоты 30—42 см. Такая ножка выносит спороносящую глебу на более или менее значительную высоту над поверхностью почвы, что является приспособлением для лучшего рассеивания спор на открытых пространствах степей и пустынь. Из других приспособлений к ксерофитным условиям нужно отметить строение перидия, который у большинства степных и пустынных форм гастеромицетов достигает значительной толщины (головач, миценаструм, феллориния, баттарея). Перидий, так же как и наличие у ряда видов (дисциседа, тулостома) желатинозного слоя, хорошо защищает спороносящую часть от иссушающего действия ветров и высокой температуры. Все эти приспособительные черты к перенесению засушливых условий в той или иной степени выражены у большинства степных, пустынных или полупустынных видов.

Сетчатоголовик вытянутый (*Dictyocephalus attenuatus*) — типичный степной представитель порядка тулостомовых. Молодое плодовое тело шаровидное или яйцевидное, у основания с 1—2 мицелиальными тяжами. Экзоперидий сначала мясистый или даже желатинозный, предохраняющий глебу от пересыхания. Затем он становится жестким, на нем развиваются хрящеватые чешуйки или пирамидальные наросты, которые опадают и оставляют на эндоперидии, прикрывающем головку, четкие следы в виде сетки, откуда и название рода. После разрыва экзоперидия плодовое тело вытягивается и несет сетчатую головку на хорошо развитой ножке. У основания ножки остатки экзоперидия образуют влагалище (в о л ь у). Сама ножка цилиндрическая, сначала мясистая, а затем твердая, деревянистая, глубоко бороздчатая. Окраска зрелого плодового тела светло-рыже-коричневая. Гриб имеет очень характерный, сильный запах селедки (от присутствия триметиламина). На территории СССР он встречается в солончаковых степях Казахстана. Известен он также из Северной Африки и Северной Америки. Этот единственный вид рода сетчатоголовик занесен в Красную книгу Казахской ССР.

Более многочислен в этом порядке род *тулостома* (*Tulostoma*), объединяющий 70—90 видов. Плодовые тела у этих грибов сначала шаровидные. Экзоперидий рано разрывается и остается в виде

влагалища у основания ножки или в виде воротничка у основания головки. После его разрыва образуется плодовое тело с хорошо развитой ножкой и головкой на ее вершине. Головка шаровидная, одета тонким гладким эндоперидием, который раскрывается на вершине отверстием.

К степным видам этого рода относится *тулостома зимняя* (*Tulostoma brumale*), получившая свое название, вероятно, потому, что ее деревянистые плодовые тела, и особенно ножки, сохраняют свою форму зимой до следующей весны, когда они уже окончательно отмирают. Растет она в песчаных степях. Ножка цилиндрическая, длиной 3—6 см, желтоватая или бурая, полая. Головка диаметром до 4 см. Эндоперидий, одевающий головку, перепончатый, беловато-охряный, открывается маленьким отверстием с гладкими краями, более темными, чем остальная часть перидия.

Другой степной вид — *тулостома влагалищная* (*T. volvulatum*) с характерным, очень заметным влагалищем — остатком экзоперидия у основания ножки. Головка прикрыта желтоватым эндоперидием, открывающимся щелевидным отверстием (рис. 221).

Среди степных видов есть один с подземным плодовым телом. Это единственный вид порядка *гастроспоровых* (*Gastrosporiales*) — *гастроспорium простой* (*Gastrosporium simplex*). Растет он в почве в степи, где преобладают степные засухоустойчивые травы. Гриб чаще всего встречается в местах, хорошо аэрируемых и солнечных, где температура почвы до 45 °C на поверхности. В СССР он найден в Казахстане в типчаково-ковыльной степи. Распространение его ограничено. Он отмечен в Средней Европе и Азии (Пакистан). Плодовые тела шаровидные или шаровидно-эллипсоидальные, диаметром 0,4—2,2 см (редко до 15 см). У основания плодового тела имеются длинные лилово-беловатые мицелиальные тяжи. Экзоперидий белый, ватообразно-войлочный. Эндоперидий серо-коричневый. Отверстие на вершине плодового тела маленькое. Глеба бледно-охряная, в зрелости — порошоквидная.

Между степными, полупустынными и пустынными видами нельзя провести четкой границы. Так, в пустыни часто заходят упомянутые выше при описании флоры степей головач белый, дисциседа белая, астреус гигрометрический, тулостома влагалищная, миценаструм кожистый, сетчатоголовик вытянутый. Особенно часто из перечисленных видов в пустынях и полупустынях встречается тулостома влагалищная.

Есть виды, которые одинаково часто встречаются и в степях, и в пустынях. Таковы *дисциседа гладкая* (*Disciseda calva*) и *дисциседа порховковидная* (*D. bovista*, рис. 221). Плодовое тело первой из них округлое, слегка приплюснутое, диаметром 1—3 см. Экзоперидий после разрыва остается в виде тарелочки, уплотненной, снаружи шероховатой, с песчинками или остатками почвы.

Эндоперидий серовато-буроватый, клейкий, с маленьким отверстием. Глеба светло-коричневая. Дисциседа порховковидная отличается тем, что эндоперидий ее неклеякий и споры бородавчатые (а у дисциседы гладкой споры гладкие). Различаются виды и по распространению. Дисциседа гладкая, в основном европейский вид, редко встречается в Азии — в Казахстане. Дисциседа порховковидная — широко распространенный вид. На востоке европейской части СССР эти виды, как и астреус гигрометрический, миценаструм кожистый и некоторые другие, изредка заходят даже в лесную зону.

Самыми интересными и разнообразными по форме наряду с тропическими являются пустынные гастеромицеты. Они могут напоминать по форме шляпочные пластинчатые грибы, а форма некоторых из них столь причудлива, что не сразу можно решить, к какому царству природы их можно отнести. Так, плодовое тело феллоринии шишковатой напоминает собрание кристаллов какого-то минерала (рис. 213).

Упомянутые выше при описании степных видов желатинозный слой, толстый перидий, высокие ножки — все это встречается и у пустынных видов. Есть у них и еще одно интересное приспособление к жизни в засушливых условиях песчаных пустынь. На ризоморфах и мицелиальных тяжах, идущих в глубокие слои почвы, у многих из них образуются песочные футляры. Выделяя вещества, цементирующие песок, они образуют вокруг себя мелкие капилляры, по которым вода из почвы поступает в грибницу и плодовые тела, и таким образом в засушливых условиях обеспечивается достаточный приток воды. Такие песочные футляры наблюдаются у гастеромицетов Средней Азии, полупустынь Заволжья, тулостом степей Украины (у видов рода дисциседа, тулостом, миценаструм, склеродерма). Эти песочные футляры на ризоморфах гастеромицетов очень напоминают песочные футляры, образующиеся на корнях пустынных высших растений. Их образование носит приспособительный характер. В других условиях у этих же видов растений они не встречаются.

Характерная флора гастеромицетов пустынь и полупустынь представлена главным образом видами из порядков тулостомовых, подаксовых и фаллюсовых. При этом одни из них приурочены к глинистым почвам, а другие — к песчаным. В порядке тулостомовых много родов, содержащих всего 1—2 вида специфических обитателей пустынь. Так, в песчаных пустынях часто встречается *шизостома разорванная* (*Schizostoma laceratum*, рис. 222). Как и у всех тулостомовых, плодовые тела грибов этого рода, включающего всего один вид, в зрелом состоянии имеют ножку и головку. У основания ножки — влагалище (вольва) как остаток экзоперидия. У основания головки также сохраняется остаток экзоперидия

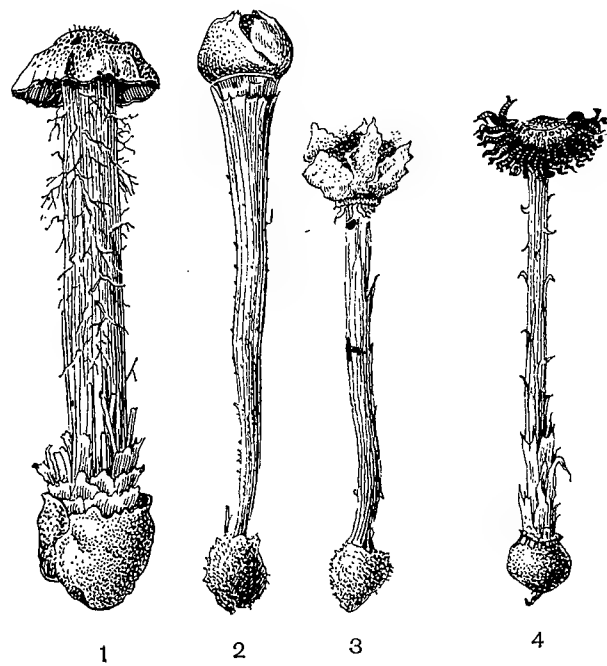


Рис. 222. Гастеромицеты:

1 — батарея веселковидная (*Battarea phalloides*), 2 — хламидопус Мейена (*Chlamydopus meyenianus*); 3 — шизостома разорванная (*Schizostoma laceratum*); 4 — монтанея песчаная (*Montagnea arenaria*).

в виде воротничка с острым краем. Эндоперидий, прикрывающий головку, тонкий, пленчатый, светло-коричневый до каштанового, затем выцветает до грязно-белого. Он слегка прикреплен к вершине ножки и разрывается трещинами на неправильные лопасти или звездообразно вдоль извилистых швов почти до основания головки. Головка диаметром 2,5—4 см. Ножка длинная, высотой 5—29 см, деревянистая, полая, вначале покрыта крупными белыми, легко отпадающими чешуйками, затем бороздчатая. Молодое плодовое тело шаровидное, с толстыми мицелиальными тяжами у основания.

Гриб широко распространен. Растет на песчаных, глинистых и каменистых почвах пустынь и полупустынь.

Очень интересна своим местообитанием *батарея веселковидная* (*Battarea phalloides*, рис. 222). Этот широко распространенный пустынно-степной гриб растет преимущественно на глинистой почве и реже встречается в песчаных пустынях. Он обитает также на таких своеобразных пустынных почвах, как такыры, имеющие плотную твердую корку на поверхности. Эту твердую корку часто пробивают плодовые тела батареи веселковидной. Растет она и на аллювиальных такыровидных песчаных почвах. Только батарея веселковидная и описанный выше шампиньон Бернарда, растущие на такырах, способны пробить поверхностную корку.

Молодые плодовые тела батареи веселковидной шаровидные или яйцевидные, зрелые — высотой 17—45 см, с хорошо развитой коричневой ножкой, на вершине которой дифференцируется беловатая головка. Перидий двухслойный. Экзоперидий толстый, белый, быстро отпадающий и сохраняющийся в виде маленьких кусочков, приклеенных к эндоперидию, и вольвы у основания ножки. Вольва чашевидная или обратноконическая, двухслойная, очень твердая, высотой 11—15 см и шириной 5—8 см. Эндоперидий, прикрывающий головку, тонкий, беловатый, гладкий. Он разрывается экваториальной щелью, так что его верхняя часть отпадает целиком и остается нижняя выпуклая часть, прикрепленная к ножке. Сама головка полушаровидная, диаметром 3—10 см, снизу сильно вдавленная. Поэтому обычно батарея по внешнему виду несколько напоминает шляпочный гриб. Ножка цилиндрическая, длиной 15—46 см и толщиной 1,5—4 см, кверху и книзу слегка сужающаяся, полая, деревянистая, покрыта густыми желтоватыми или коричневыми узкими длинными чешуйками. Батарею веселковидную относят к меловым реликтам, учитывая, что многие пустыни такие же древние, как и лесные области.

Очень своеобразны типично пустынные виды рода *феллориния* (*Phellorinia*), включающего всего 2 вида. Этот род близок к роду сетчатоголовик, но отличается отсутствием настоящей ножки и вольвы у основания плодового тела. Ножка феллоринии не является самостоятельным образованием, а представляет одревесневшее удлиненное стерильное основание глебы — так называемую *субглебу*.

Наиболее примечательна по форме *феллориния шишковатая* (*Phellorinia strobilina*), растущая на такыровидных сероземах, на солончаках среди солянок, в зарослях саксаула. Она найдена в Азии (Казахстан, Индия), Африке, Австралии, Южной Америке. Встречается этот гриб редко. Так, в России впервые он был найден в 1857 г. в Арало-Каспийской пустыне, затем (спустя 85 лет) среди зарослей саксаула на территории нынешней Джамбулской области, но это были единичные находки. И наконец в 1956 и 1967 гг. в Кызыл-Ординской и Джамбулской областях Казахской ССР были найдены целые группы плодовых тел этого своеобразного гриба. Зрелое плодовое тело феллоринии шишковатой бывает высотой 24 см и шириной 20 см, с ножковидной вытянутой частью обратноконической формы. На этой ножке расположены многочисленные (часто их более 30) четырех-, пятигранные слоистые пирамидки. Плодовое тело деревянистое, похоже на друзу кристаллов (рис. 213). Экзоперидий толстый, тесно соединен с эндоперидием. Он имеет ясно выраженную зональность; чередование желтоватых, кремовых и желто-оранжевых полосок придает плодовому телу еще более оригинальный внешний

вид. При созревании перидий разрывается в нижней части и полностью отпадает. Феллориния шишковатая как очень редкий вид занесена в Красную книгу СССР.

Второй вид рода феллориния — *феллориния геркулесовая* (*Ph. herculeana*) — приурочен к песчаным почвам пустынь, солонцам и встречается более часто (табл. 38). Считается широко распространенным видом. Форма его менее примечательна, чем у предыдущего вида. Молодое плодовое тело, как обычно у грибов этого порядка, шаровидное или яйцевидное с толстыми мицелиальными тяжами у основания. Зрелое — высотой 6—26 см, имеет вид шаровидной головки на длинной ножке, которая также является стерильной удлиненной частью глебы и одета общей с ней оболочкой — эндоперидием. Ножка твердая, у основания клубневидно-утолщенная, с отстающими чешуйками. Экзоперидий толстый, белый, растрескивающийся на чешуйки. На вершине головка раскрывается отверстием.

Пустынный вид, встречающийся редко, — *хламидопус Мейена* (*Chlamydopus meyenianus*, рис. 222) — внесен в Красную книгу СССР.

Из рода тулостома в пустынях и полупустынях, кроме описанной выше для степей тулостомы влагалищной, встречаются *тулостома желудевидная* (*Tulostoma balanoides*), *тулостома волокнистая* (*T. fibrillosum*), *тулостома бахромчатая* (*T. fimbriatum*) и др. Плодовое тело состоит из ножки и головки. Эндоперидий пленчатый, раскрывается на вершине головки округлым трубковидным отверстием, вытянутым или плоским.

Другой порядок, виды которого обитают в пустынях, — подаксовые. Здесь также много родов, содержащих всего 1—2 вида. Для порядка характерен внешний вид плодового тела, напоминающий шляпочные грибы порядка агариковых (*Agaricales*).

Очень интересен род *монтанея* (*Montagnea*). Этот род некоторые авторы даже относят к гименомицетам (к порядку пластинчатых), а не к гастеромицетам. Молодые плодовые тела шаровидные или яйцевидные. При созревании перидий под давлением ножки разрывается и остается в виде небольшого бахромчатого влагалища наподобие воротничка у ее основания. Ножка обычно тонкая, вначале мягкая, губчатая, мясистая, а затем становится сухой, деревянистой и полый. Книзу она сужается, а наверху расширяется и переходит в плоский шляпковидный диск с крупными чешуйками на поверхности. Глеба состоит из пластинок, которые радиально присоединены к внутренней стороне или краю диска. Эти пластинки густые, немного извитые, твердые, черные, покрыты сплошным слоем гимения. Глеба при созревании не превращается в порошок, как у большинства гастеромицетов. Таким образом, внешне монтанея очень напоминает шляпочный пластинчатый гриб, но по формированию шляпки, как

спороносной части плодового тела, она ближе к гастеромицетам. Не исключено, что через такие виды гастеромицеты эволюционно связываются с гименомицетами порядка пластинчатых, или агариковых, имея с ними одного общего предка. Через такие виды устанавливаются родственные связи агариковых и гастеромицетов.

Монтанея песчаная (*M. arenaria*) широко распространена в песчаных пустынях (рис. 222). На территории СССР этот гриб был неоднократно найден в песчаных и глинистых пустынях, а также в степях и горах, на остепненных склонах в Заилийском Алатау, Чу-Илийских горах, Северном Тарбагатае и Сауре, где он доходит до высоты 2000 м над уровнем моря.

Грибы рода *гирофрагмиум* (*Gyrophragmium*), например *G. delilei*, близки к грибам рода *Montagnea*, отличаясь от них крупным, а не маленьким влагалищем у основания ножки, полукруглым, а не плоским диском и ветвящимися (анастомозирующими) пластинками. Пластинки глебы зубчатые, черно-бурые, также прикреплены к нижней части диска. Род включает 5 видов. На территории СССР обнаружен один вид — *гирофрагмиум Делила* (*G. delilei*). Этот гриб обитает в песчаных и щебнистых пустынях Казахстана. Его молодое плодовое тело шаровидно-овальное или кеглевидное, а зрелое имеет длинную, высотой 6—20 см, ножку и на ее вершине полушаровидный диск диаметром 2,5—6 см, гладкий или по краю морщинистый, грязно-желтоватый. Вид распространен в Южной Европе по побережью Средиземного моря, в Южной

и Северной Африке, Центральной Азии, Северной и Южной Америке.

Следующий типичный пустынный род — *подаксис* (*Podaxis*). У грибов этого рода длинная ножка и красно-коричневые споры. В этом роде описано 32 вида, но разграничительные признаки видов здесь нечеткие, и большинство исследователей считают, что имеется всего один переменный вид — *подаксис пестичный* (*P. pistularis*). Он обитает на сыпучих или закрепленных песках пустынь, а также обнаружен на вершинах термитников в Западной Африке. Вид особенно распространен в тропиках и субтропиках. Плодовое тело высотой до 20 см, молодое — яйцевидное или цилиндрически-продолговатое (рис. 223). Зрелое — состоит из длинной ножки и яйцевидной или цилиндрической шляпки. В целом оно напоминает пестик, откуда и его видовое название. Экзоперидий хрупкий, быстро растрескивается и опадает, а эндоперидий толстый и твердый, белый. Он покрывает шляпку и в нижней ее части плотно прижат к ножке. Затем он растрескивается продольно до самой вершины и отпадает, обнажая черно-коричневую глебу. Глеба вначале белая, компактная, состоит из камер, образованных ветвящимися (анастомозирующими) пластинками. Ветви пластинок срастаются. Затем при созревании глеба превращается в черно-коричневый порошок. *Подаксис пестичный*, как и батарея веселковидная, относится к меловым реликтам. На территории СССР оба вида распространены в северных и южных пустынях Казахстана.

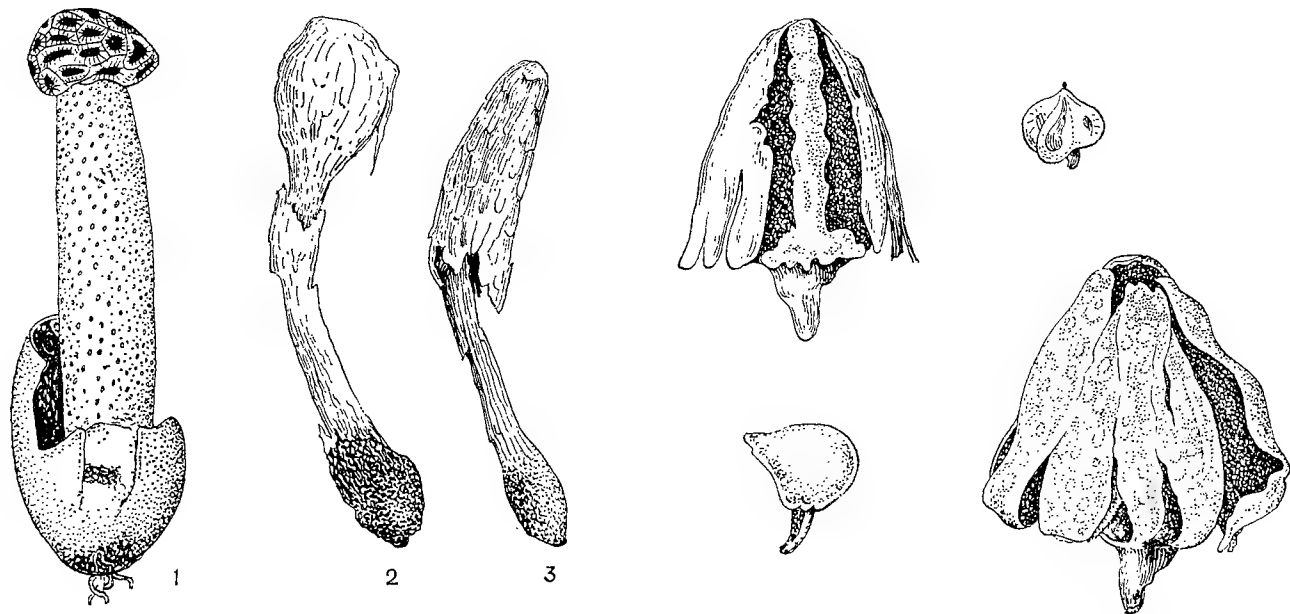


Рис. 223. Гастеромицеты:

1 — сотовик круглоголовый (*Simblum sphaeroccephalum*); 2, 3 — подаксис пестичный (*Podaxis pistularis*).

Рис. 224. Эндоптихум шляпочный (*Endoptichum agaricoides*).

Напоминает шляпочный гриб *эндоптихум шляпочный* (*Endoptichum agaricoides*, рис. 224).

Род *галеропсис* (*Galeropsis*) тоже относится к пустынным видам (рис. 225).

Из порядка фаллюсовых, представители которого в основном обитатели лесов, встречаются в пустынях *веселка Хадриана* (*Phallus hadriani*), *цветохвостник Аргера* (*Anthurus archeri*) и *сотовик круглоголовый* (*Simblum sphaeroccephalum*, рис. 223).

Веселка Хадриана растет на песках, где температура доходит до 54,5 °C. Поэтому этот гриб поселяется не только в пустынях, но и на песчаном морском побережье, на песчаных дюнах, что обуславливает его широкое распространение. Он найден в Европе на побережьях Балтийского, Северного и Средиземного морей, в Северной Америке от Атлантического до Тихого океана и от юго-востока Канады на севере до Северного Техаса на юге, в Азии — во всей ее пустынной зоне. Молодые плодовые тела веселки Хадриана мясистые, шаровидно-яйцевидные, высотой 2,5—6 см, у основания с лососево-розовыми или красно-фиолетовыми мицелиальными тяжами. Экзоперидий обладает интересной особенностью. Пока плодовое тело скрыто в почве, он белый. Но на воздухе он становится ярким, лососево-розовым или лососево-фиолетовым. На песке такие плодовые тела хорошо заметны. При разрыве экзоперидия белый или желтоватый ножковидный рецептакул выносит зелено-оливковую глебу в виде конической шапочки с неправильным рельефом на поверхности. На вершине шапочки есть зубчатый диск, такой же темный, с остатками розового или красного перидия на нем. У основания рецептакула видно розово-красное влагалище — остаток экзоперидия. Таким образом, зрелый гриб имеет очень эффектную контрастную окраску: розовое или красное влагалище, из него выходит белый рецептакул — ножка, на ней — темно-оливковая шляпка (глеба) с красноватой бахромой на вершине. Зрелая глеба, как и у всех фаллюсовых, быстро растекается в черно-зеленую слизь. В это время запах у гриба неприятный. У высохших плодовых тел запах довольно приятный, грибной.

Второй гриб порядка фаллюсовых, растущий в пустынях, — *цветохвостник Аргера* (табл. 37). Встречается он чрезвычайно редко в Австралии, на Новой Зеландии, Тасмании, в Южной Америке, Южной Африке, Западной Европе. При этом отмечается, что растет он главным образом в тропиках и субтропиках. В Европу, вероятно,

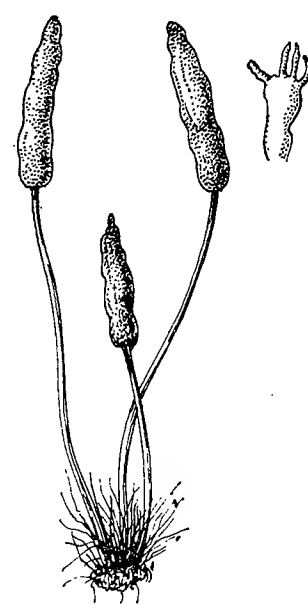


Рис. 225. Галеропсис пустынный (*Galeropsis desertorum*).

был завезен и акклиматизировался там. Впервые он найден в 1921 г. в Вогезах, затем в 1938 г. в долине Рейна. Северным пунктом его распространения является местонахождение в 15 км восточнее Касселя.

В 1970—1972 гг. этот гриб найден на территории Германии, причем рос он там очень обильно. На площади в несколько сотен квадратных метров обнаружено около 200 плодовых тел. Растет цветохвостник Аргера не только на песке в пустыне, но и на гумусной почве в лесах, а также на гнилой древесине, чем и можно частично объяснить его акклиматизацию и распространение в Западной Европе. На территории СССР впервые обнаружен в Казахстане в 1953 г. Описание этого гриба приведено выше, при характеристике лесных видов, где подробно описан род цветохвостников.

Третий вид из порядка фаллюсовых, встречающихся в пустынях, — сотовик круглоголовый (рис. 223).

Род сотовик включает всего 3 вида, из которых на территории СССР упомянутый выше наиболее распространен. Он найден в Казахстане в глинистой пустыне, а также в Киргизии на песчаном берегу озера Иссык-Куль (на высоте 1600 м над уровнем моря). Сотовики встречаются в Китае, Индии, в некоторых местах Северной и Южной Америки, в Европе до сих пор не найдены. Плодовое тело молодого сотовика круглоголового — грушевидное, высотой 3—4,5 см и шириной 1,5—2 см. Оно одето толстым трехслойным перидием. Зрелое плодовое тело высотой до 15 см. При созревании под давлением рецептакула перидий разрывается и остается в виде вольвы у основания плодового тела. Ножка полая, губчатая, сверху розово-красная, внизу более светлая. На ее вершине находится шаровидно-решетчатый рецептакул, состоящий из 20 ячеек, красноватый или беловатый. На внутренней стороне ячеек рецептакула расположен темно-фиолетовый спороносный слой — глеба, при созревании слизистый. Таким образом, как и все фаллюсовые, гриб имеет оригинальную форму и яркую окраску, особенно по сравнению с пустынными представителями порядка тулостомовых, преимущественно коричнево-бурых.

У другого тропического вида — *сотовика многоячеистого* (*Simblum periphragmoides*) — рецептакул желтый и состоит из 60 ячеек. Известен он из Западной Африки.

Виды порядка *дождевиковых* (*Lycoperdals*) в пустынях представлены менее обильно, чем

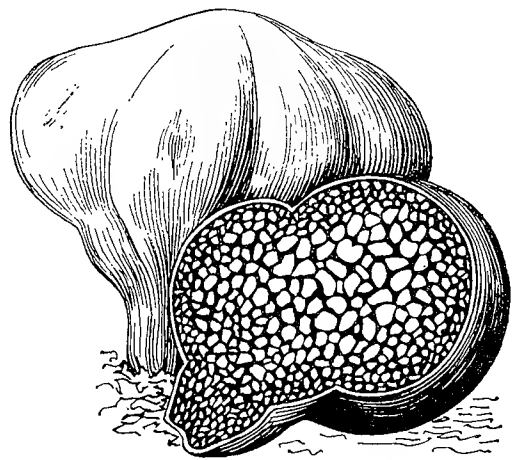


Рис. 226. Пизолитус красильный (Pisolithus tinctorius).

в других зонах. Это в основном *головач чешуе-носный* (Calvatia lepidophora) и *головач бокаловидный* (C. cyathiformis), реже *головач белый* (C. candida). Эти грибы образуют здесь крупные плодовые тела, которые стоят высохшими целое лето.

Среди пустынных гастеромицетов можно выделить виды, приуроченные чаще к глинистым почвам (например, баттария веселковидная, галеропсис пустынный, галеропсис двуспоровый). Такие виды, как монганея песчаная, феллориния геркулесовая, подаксис пестичный, а также многие грибы рода тулостомы, встречаются обычно среди песков (как бы песколюбые), имея ряд таких приспособлений, как описанные выше песочные футляры вокруг мицелиальных тяжей.

Анализируя распространение гастеромицетов, можно заключить, что это в основном сухо-

любивые и теплолюбивые грибы, основная масса видов которых приурочена к открытым пространствам теплых районов земного шара. Степи, пустыни, полупустыни и тропические леса обладают наибольшим числом видов, разнообразнейших по форме и окраске.

* * *

Практическое значение гастеромицетов в природе то же, что и большинства грибов как гетеротрофных организмов, — разложение органических веществ. С другой стороны, поселяясь в таких своеобразных местообитаниях, как пустыни, они в то же время являются накопителями органических веществ, концентрируя их в своих плодовых телах и в мицелии, пронизывающем почву.

Практическое значение гастеромицетов для человека сравнительно невелико. Незначительную часть видов употребляют в пищу, но довольно ограничено (в основном виды порядка дождевиковых). Несколько видов применяют в народной медицине: веселку обыкновенную — против подагры и ревматизма, глебу головачей лилового и пузыревидного — как кровоостанавливающее средство при ранениях. Зрелую глебу *пизолитуса красильного* (Pisolithus tinctorius) из порядка *ложнодождевиковых* (Sclerodermatales) использовали в Южной Европе как техническое красильное растение для получения желтой краски (рис. 226). Этим пока и ограничивается практическое использование гастеромицетов. В перспективе изучение гастеромицетов как источников антибиотиков и других биологически активных веществ, которые пока обнаружены у лангерманий гигантской и некоторых головачей. Это очень своеобразная и сравнительно мало изученная группа базидиальных грибов.

ПОДКЛАСС ГЕТЕРОБАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (HETEROBASIDIOMYCETIDAE)

Подкласс гетеробазидиальных грибов объединяет базидиальные грибы, имеющие сложную, многоклеточную или с очень крупными стеригмами базидию (рис. 227). В эту группу входят порядки: *аурикуляриевые* (Auriculariales), *дрожжалковые* (Tremellales) и *дакримицетовые* (Dacrymycetales).

Во всех систематических группах гетеробазидиальным грибам присущ заметный параллелизм в жизненных формах плодовых тел, а также в строении спор и способе их прорастания. Студенистые плодовые тела встречаются среди базидиомицетов, в первую очередь у гетеробазидиальных грибов, и именно со студенистыми

плодовыми телами — наиболее обычные и заметные представители всех систематических групп гетеробазидиальных грибов. Многоклеточные споры среди базидиомицетов бывают только у представителей этой группы. Для этих грибов характерно прорастание спор путем образования либо вторичной споры, либо мелких конидий.

Большинство гетеробазидиальных грибов — сапротрофы на гниющей древесине, но встречаются и паразиты. Сравнительно многие гетеробазидиальные грибы паразитируют на плодовых телах других грибов.

Гетеробазидиальные грибы широко распространены от экватора до Арктики. Наибольшее их

количество и разнообразие приходится на тропики и субтропики. Это обилие можно представить по его фрагментам у нас в уссурийской тайге (Дальний Восток), где проходит северная граница распространения многих юго-восточных азиатских видов, в частности аурикуляриевых и дакримицетовых. Но и леса умеренного пояса имеют свою характерную флору гетеробазидиальных, среди которых выделяются определенные виды дрожжалковых грибов, например, из родов *эксидия* (Exidia) и *эксидиопсис* (Exidiopsis), а также некоторые дакримицеты.

ПОРЯДОК АУРИКУЛЯРИЕВЫЕ (AURICULARIALES)

Характерный признак всех аурикуляриевых грибов — длинная цилиндрическая базидия с тремя поперечными перегородками. У некоторых представителей этой группы встречается хорошо развитая пробазидия, которая после вырастания базидии сохраняется в виде гипобазидии. Различные представители этого порядка имеют совершенно отличные друг от друга плодовые тела: широко распростертые кортициевидные, сухие или студенистые, либо студенистые с хорошо развитой уховидной шляпкой, мясистые, булавовидные, как у рогатиковых грибов, и, наконец, замкнутые, как у гастеромицетов. Все это свидетельствует о том, что в процессе приспособления к условиям среды, в результате конвергентной эволюции возникали в отдаленных друг от друга группах грибов очень схожие плодовые тела. Такие тенденции параллельной эволюции наблюдаются во всех трех порядках.

Среди аурикуляриевых грибов встречаются как сапротрофы, так и паразиты на растениях, насекомых и других грибах.

Порядок аурикуляриевых делится на три семейства: *септобазидиевые* (Septobasidiaceae), *аурикуляриевые* (Auriculariaceae) и *флеогеновые* (Phleogenaceae), из которых самым древним и своеобразным можно считать септобазидиевых.

СЕМЕЙСТВО СЕПТОБАЗИДИЕВЫЕ (SEPTOBASIDIACEAE)

Характерный признак этого семейства — наличие толстостенных гипобазидий, которые, прежде чем дать начало четырехклеточным базидиям, проходят период покоя. Семейство охватывает около 200 видов, распространенных между двумя родами: *септобазидиум* и *урединелла*.

Род *септобазидиум* (Septobasidium) — обширная группа, в ней более 180 видов. Эти грибы растут на живых растениях, пораженных щитовой. Их плодовые тела широкораспростертые, пленчатые, встречаются на ветвях и листьях

растений, а под ними всегда можно найти щитовок, на которых гриб паразитирует, хотя некоторые насекомые остаются непораженными. Первые описания септобазидиума относятся к концу XVIII в. Но в то время эти своеобразные грибы были описаны как лишайники или как телефоровые грибы, и лишь в 1907 г. Генел и Листауэр открыли, что эти грибы всегда связаны со щитовками. Дальнейшие исследования показали, что гриб и насекомое связаны между собой сложными мутуалистическими отношениями. Большинство грибов этого рода растет в тропиках и субтропиках, в умеренном поясе встречаются немногие виды. Особенности биологии этого рода были подробно изучены американским микологом Коучем на *септобазидиуме Бурта* (S. burtii), который растет на разных видах дуба, а также на плодовых деревьях в южной части США и связан со щитовкой *Aspidiotus osborni*.

Плодовые тела септобазидиума Бурта резупинатные, округлые, диаметром до 15 см, многолетние, с хорошо заметными концентрическими зонами ежегодного роста, шириной 2—3 мм. Плодовое тело в разрезе толщиной до 2 см, состоит оно из трех слоев. Прямо на субстрате лежит тонкий субикулум, из которого вырастают радиальные, анастомозирующие стенки, образующие сложную систему туннелей и камер и поддерживающие верхний твердый бумаговидный слой — крышу. На самой поверхности плодового тела развивается гимений.

Под защищающей крышей гриба, в его сложном лабиринте, живут щитовки, некоторые из них остаются здоровыми на протяжении всей жизни,

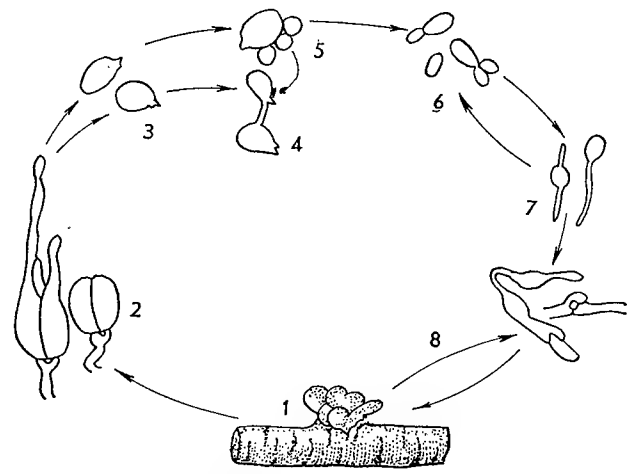


Рис. 227. Жизненный цикл дрожжалковых грибов рода Tremella:
1 — плодовое тело; 2 — формирование базидий; 3 — базидиоспоры; 4, 5 — прорастание базидиоспор; 6 — дрожжевая стадия; 7 — конъюгационные трубки; 8 — конъюгация и образование плодового тела.

другие заражаются грибом. Здоровые и зараженные насекомые хорошо различаются: больных меньше, у них отсутствует защитный восковой щит и они никогда не размножаются. Гриб прикрепляется только к пораженному им насекомому, и его гифы никогда не проникают в субстрат. Рост гриба начинается весной (тогда образуется новая беловатая зона вокруг плодового тела) и продолжается до осени, а затем на поверхности новой зоны начинает развиваться гимений. В начале зимы образуются пробазидии, которые, пройдя период покоя, весной и летом следующего года, при достаточно влажной погоде дадут начало базидиям. Базидиоспоры отпадают от стеригм, и многие из них остаются на поверхности гриба, где они начинают почковаться.

Наиболее обильное спороношение наблюдается в мае. В это же время от перезимовавших самок рождаются личинки щитовок первого поколения. Одни личинки остаются жить под грибом, где они родились, другие передвигаются в соседнюю колонию, а третьи выбирают себе место на коре, где нет гриба. Именно эти личинки и обеспечивают распространение гриба, так как, уходя из «дома», они переходят гимений и заражаются спорами, точнее вторичными спорами, возникшими в результате почкования. Споры гриба приклеиваются к ногам личинки, прорастают, и его клетки проникают в полость тела насекомого.

В начальной стадии развития гриб существует в виде веретеновидных клеток, которые свободно плавают в гемолимфе личинки. Затем из них вырастают очень тонкие гифы. Они начинают расширяться до тех пор, пока вся полость тела личинки не заполняется цепями веретеновидных клеток, соединенных между собой тонкими нитями. Через две-три недели после первой линьки в теле насекомого начинают развиваться спиралевидные гаустории. Примерно в это же время гифы гриба прорастают через естественные отверстия тела насекомого наружу и после второй линьки насекомого сливаются, образуя над ним покрывало. При этом соединяющие гифы имеют вид спиралей, так что гриб прикрепляется к щитовке как бы слабыми пружинками, что оставляет ей определенную свободу движения.

Через два месяца после заражения личинки колония гриба достигает диаметра 2 мм и толщины 1 мм. Для дальнейшего роста гриба необходимо, чтобы под ним нашли убежище новые личинки, зараженные спорами. Очевидно, гриб привлекает их запахом и благодаря позитивному хемотаксису щитовок обеспечивает себя необходимым источником питания. Пораженные насекомые живут дольше, чем непораженные. Таким образом, распространение и рост септобазидиума зависят исключительно от щитовок, но совместная жизнь выгодна и насекомому. Здоровые щитовки никогда не заражаются гифами гриба и находят под ним защиту от невыгодных климатических условий,

а также от своих врагов — птиц и насекомых-паразитов из отряда перепончатокрылых.

В европейской части СССР встречается *септобазидиум карестианум* (*S. carestianum*), который растет на ветвях ивы, ясени, рябины и связан с европейской щитовкой ивовой (*Chionaspis salicis*). Плодовые тела этого гриба широко-распростерты, пленчатые, продолговатые, светло-коричневые, с беловатым краем. В течение вегетативного периода под плодовым телом гриба можно видеть зараженных и здоровых щитовок на различных стадиях развития. Так как из яиц, отложенных осенью, личинки появляются лишь весной, то вегетативный рост гриба зимой задерживается до весны, когда вылупившиеся личинки заражаются спорами и продолжают жить под колонией гриба. Насекомые, не зараженные спорами, уже никогда не будут заражены гифами гриба, под которыми они живут.

Многие субтропические и тропические виды рода септобазидиум считают фитопатогенными, так как ветви деревьев и кустарников, на которых они растут, часто высыхают. Это вызывается совместным действием насекомых и гриба. Химические меры борьбы остаются малоэффективными, потому что достаточно толстые плодовые тела остаются в нижней части жизнеспособными и защищают щитовок от ядохимикатов, что еще раз доказывает взаимную зависимость жизни гриба и щитовок.

Род *урединелла* (*Uredinella*) содержит один вид *U. coccidiphaga*, паразитирующий на щитовках. Плодовые тела этого гриба — маленькие диско-видные пятна, диаметром до 1,5 мм. Одна колония этого гриба всегда живет только на одной особи насекомого. В отличие от представителей рода септобазидиум урединелла — однолетний организм. Осенью на поверхности колонии гриба образуются толстостенные бурые пробазидии, которые очень похожи на телеитоспоры ржавчинных грибов. Следующей весной из перезимовавших пробазидий или телеитоспор начинают развиваться четырехклеточные базидии, которые должны дать начало базидиоспорам, после чего старое плодовое тело погибает.

Телеитоспоры урединеллы всегда одноядерные. Рядом с ними встречаются похожие на них более продолговатые толстостенные бурые двухъядерные клетки, которые дадут начало крупным двухъядерным спорам. Эти клетки и споры рассматриваются как материнские клетки уредоспор и уредоспоры.

СЕМЕЙСТВО АУРИКУЛЯРИЕВЫЕ (AURICULARIACEAE)

Плодовые тела представителей этого семейства имеют различную форму, от широко-распростертой или бугорковидной до булавовидной или уховидной. Базидия четырехклеточная, с попереч-

ными перегородками. Споры одноклеточные, при прорастании образуют вторичные споры, мало отличающиеся от базидиоспор. Во многих родах встречаются сапротрофные и паразитные виды.

Представителем кортициевидной жизненной формы в этом семействе является род *геликоглюя* (*Helicogloea*). Грибы этого рода имеют широко-распростертые, сравнительно тонкие плодовые тела, причем в пределах рода наблюдается переход от сухой консистенции (*H. farinacea*) к студенистой (*H. lagerheimii*). Оба гриба растут на нижней стороне поваленных гниющих стволов и очень похожи на кортициевые грибы.

Род *платиглюя* (*Platygloea*) объединяет грибы со студенистыми бугорковидными плодовыми телами. Многие виды являются сапротрофами, но встречаются и представители, паразитирующие на других грибах.

Гриб *P. reniophorae* образует плоские диско-видные бугорки на плодовых телах многих кортициевых грибов. Растет он и на грибах рода *дакримицес* (*Dacrymyces*), но примечательно, что на их студенистых плодовых телах *P. reniophorae* самостоятельных плодовых тел не образует. Базидии паразита в данном случае развиваются прямо в гимении хозяина. *P. reniophorae* — хорошо приспособленный паразит, он не вызывает деформации и некроза тканей гриба, на котором паразитирует.

Род *эокронарциум* (*Eocronartium*) представлен единственным видом *E. muscicola*. Его тонкие булавовидные белые плодовые тела, высотой до 3 см и шириной до 3 мм, очень напоминают некоторых представителей рогатиковых грибов (рис. 228).

E. muscicola развивается как паразит на живых мхах из родов климациум (*Climacium*), гипнум (*Hypnum*), амблистегиум (*Amblystegium*), туидиум (*Thuidium*) и др. Зачатки плодовых тел гриба можно обнаружить уже в начале лета в виде маленьких белых бугорков на верхушках зараженных стеблей мхов. При этом зараженные мхи ничем не отличаются от здоровых и способны продолжать свой рост. Однако уже при поверхностном осмотре видно, что плодовые тела гриба берут начало от мицелия, который развивается внутри растения-хозяина. При микроскопическом анализе выявляется, что стебель и ветви зараженного мха заполнены мицелием гриба. Гифы *E. muscicola* развиваются в тканях мха внутриклеточно, и их можно обнаружить практически в каждой клетке, но никаких гаусторий они не образуют. Зараженные клетки содержат живую цитоплазму и вполне развитое ядро. Если сравнить их с клетками незараженного мха, то трудно заметить какие-либо существенные отклонения. Все это свидетельствует о том, что *E. muscicola* является очень хорошо приспособленным паразитом.

Мицелий гриба многолетний. Каждой весной в зараженных мхах можно найти как старые,

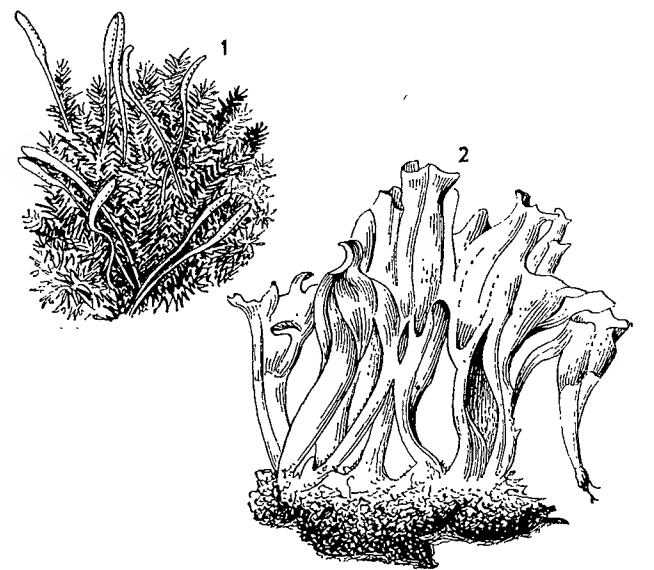


Рис. 228. Гетеробазидиальные грибы:
1 — *эокронарциум мусцикола* (*Eocronartium muscicola*); 2 — *дакрипинакс спатулярия* (*Dacryopinax spathularia*).

прошлогодние, так и молодые гифы, которые проникают в молодые побеги мха и летом образуют плодовые тела на их вершинах. Перед образованием плодового тела гифы вырастают из верхней части побега и образуют над листьями плоские мицелиальные пленки. Эти пленки удлиняются, становятся похожими на волокна и, наконец, покрывают верхушку побега. Затем они сростаются, образуя ножку плодового тела, на вершине которого появляется фертильная головка. На поверхности головки развиваются типичные для порядка аурикуляриевых четырехклеточные базидии с поперечными перегородками. Период споруляции длится от двух до трех недель.

Род *геликобазидиум* (*Helicobasidium*) объединяет грибы, для которых характерны широко-распростертые плодовые тела и сильно искривленные базидии.

Геликобазидиум пурпурный (*H. purpureum*) имеет мясисто-волокнистое с фиолетовым или пурпурным гимением плодовое тело, диаметром 5 см. Растет гриб как сапротроф на гниющей древесине, но несовершенная стадия этого вида (*Rhizoctonia stenospora*) паразитирует на корнях многих кормовых и овощных культур, например свеклы, моркови, люцерны.

Все грибы рода *аурикулярия* (*Auricularia*) имеют крупные уховидные студенистые плодовые тела и все являются сапротрофами на мертвой древесине. Однако есть сведения, что самый распространенный вид в европейской части СССР и Западной Европе *A. mesenterica* может расти и как факультативный паразит, иногда сильно поражая ослабленные фруктовые деревья и вызывая их гибель. Таким образом, во всех родах

семейства аурикуляриевых видны тенденции к паразитическому образу жизни.

A. mesenterica примечательна еще и тем, что хотя она и может расти на гниющей древесине многих лиственных пород, однако чаще поселяется на древесине вязов (*Ulmus*), особенно на их поваленных стволах.

Аурикулярией богат Дальний Восток. Туда проникают ареалы таких субтропических видов Юго-Восточной Азии и Центральной Америки, как *A. cornea* и *A. polytricha*. В Японии эти грибы считаются излюбленными съедобными грибами и известны под названием «древесные уши».

СЕМЕЙСТВО ФЛЕОГЕНОВЫЕ (PHLEOGENACEAE)

В это семейство входит лишь один род *флеогена* (*Phleogena*) с единственным видом *Ph. faginea*, который выделяется среди всех представителей порядка аурикуляриевых замкнутыми ангиокарпными плодовыми телами, подобными плодовым телам гастеромицетов.

Ph. faginea (рис. 229) встречается на отмершей коре лиственных и очень редко хвойных деревьев. Плодовые тела этого гриба имеют ножку высотой 5—7 мм, которая заканчивается шаровидной головкой диаметром до 1—3 мм. Головка покрыта корковидным перидием, и внутри ее развиваются базидии и споры. В отличие от других аурикуляриевых грибов на базидиях *Ph. faginea* отсутствуют стеригмы, так же как и у некоторых гастеромицетов. Толстостенные шаровидные желтовато-бурые споры образуются непосредственно на клетках базидии. Таким образом, споры *Ph. faginea* более похожи на споры гастеромицетов,

чем на споры других аурикуляриевых грибов.

ПОРЯДОК ДРОЖАЛКОВЫЕ (TREMELLALES)

К порядку дрожалковых грибов принадлежат базидиомицеты, имеющие шаровидные или слегка продолговатые четырехклеточные базидии с продольными перегородками (рис. 227). Перегородки расположены так, что при рассмотрении базидии сверху образуют крест. Стеригмы длинные, у видов со студенистыми плодовыми телами цилиндрические, у видов с плодовыми телами сухой консистенции, короткие и шиловидные.

Самые обычные дрожалковые грибы можно часто видеть в дождливую погоду, когда они выступают как студенистые подушечки, похожие на желтые, оранжевые, коричневые или черные кусочки мармелада, на сухих веточках или на отмершей коре деревьев. Но в сухую погоду рассмотреть их нелегко. Тогда они в виде незаметных корочек прилипают к субстрату. Еще труднее заметить дрожалковые грибы, которые поселяются тонкими корочками на нижних частях гниющих поваленных стволов: их почти невозможно отличить от кортициевых грибов. Как и в других систематических группах базидиомицетов, так и среди дрожалковых грибов наиболее примитивными считаются те формы, которые имеют тонкие широкораспростертые плодовые тела сухой консистенции. У дрожалковых наблюдается постепенный переход от простых плодовых тел к плодовым телам более сложного строения.

Некоторые дрожалковые грибы имеют в онтогенезе одноклеточную дрожжевую стадию (рис. 227). Клетки дрожжей эллипсоидные, иногда с оттянутым кончиком, окружены слизистой капсулой. Почка чаще полярная. В семействе сиробазидиевых (роды сиробазидиум, фибулобазидиум) базидиоспоры прорастают отстреливающимися баллистоспорами, которые, в свою очередь, вновь образуют споры или почкуются (рис. 227). В семействе дрожалковых дрожжи известны у видов родов тремелла, хольтерманния и триморфомицес. Они не образуют баллистоспор. Род триморфомицес уникален в том отношении, что дрожжевые клетки у него не гаплоидны, как у других дрожалковых, а дикариотические, так как бластические конидии перед отделением от конидионосной гифы попарно копулируют. В результате клетки имеют своеобразную форму в виде толстой буквы «н». Дрожжевые колонии дрожалковых грибов обычно слизистые, блестящие, бесцветные или кремовые, с возрастом немного темнеющие. Анаморфы дрожалковых имеют много общих признаков с несовершенными дрожжами рода криптококкус (*Cryptococcus*).

Дрожалковые грибы разделяются на два семейства: *сиробазидиевые* (*Sirobasidiaceae*) и *дрожалковые* (*Tremellaceae*).

СЕМЕЙСТВО СИРОБАЗИДИЕВЫЕ (SIROBASIDIACEAE)

В это семейство входит единственный род *сиробазидиум* (*Sirobasidium*), который отличается от всех других дрожалковых грибов весьма своеобразными базидиями. Они образуются в виде цепочек, по 4—8 в каждой цепочке. Стеригмы столь короткие, что кажется, будто споры расположены непосредственно на базидиях. Все виды этого рода распространены в тропиках и лишь один вид — *сиробазидиум кровавый* (*S. sanguineum*) — встречается на юге Приморского края. Этот гриб имеет сравнительно маленькие, шириной 2—8 мм и высотой 1—3 мм, бугорковидные, морщинистые, мягкостуденистые, светло-красновато-коричневые плодовые тела, которые растут на гниющей древесине лиственных пород. Гимений покрывает всю поверхность плодового тела, и в нем развиваются цепочки из восьми базидий. Очень короткие шиловидные стеригмы видны лишь при тщательном просмотре под большим увеличением микроскопа. Из крупных веретеновидных спор прорастают мелкие конидии или вторичные споры.

СЕМЕЙСТВО ДРОЖАЛКОВЫЕ (TREMELLACEAE)

У представителей этого семейства базидии образуются не в цепочках, а по одной на фертильных гифах грибов. Стеригмы всегда отчетливо выражены, даже в тех случаях, когда они сравнительно коротки и шиловидны. У многих видов дрожалковых грибов стеригмы трубковидные и их длина превышает длину базидии. Форма и строение плодовых тел у видов этого семейства очень разнообразны. Дрожалковые грибы растут в основном как сапротрофы на гниющей древесине, но среди них встречается и несколько микофильных видов, которые паразитируют на грибах других систематических групп.

Род *эксидиопсис* (*Exidiopsis*) объединяет грибы-сапротрофы, поселяющиеся на гниющей древесине и имеющие сравнительно тонкие широко-распростертые плодовые тела. Они очень похожи на кортициевые грибы или на представителей рода *стереум* (*Stereum*), поэтому во многих случаях их систематическую принадлежность обнаруживают лишь при микроскопическом анализе, когда шаровидные или продолговатые базидии с поперечными перегородками указывают на то, что перед нами дрожалковый гриб.

В лесах умеренного пояса широко распространен *эксидиопсис известковый* (*E. calcea*, табл. 41). Он растет на нижней части поваленных стволов хвойных пород. У него серовато-белые или белые широкораспростертые плодовые тела шириной до 15 см. Гифы его плодовых тел в большом количестве выделяют кристаллы оксалата кальция. Это минеральное вещество и придает грибам характерную известково-белую окраску.

Эксидиопсис серо-коричневый (*E. griseo-brunnea*) растет на сухих стволах и ветвях ольхи (*Alnaster fruticosa*). Плодовые тела этого гриба широкораспростертые, довольно толстые и твердые, стереоидные, от серовато-желтых до красновато-бурых, с приросшими к субстрату беловатыми краями. Благодаря стереоидным плодовым телам гриб принадлежит к умеренно сухолюбивым видам и успешно растет не только на поваленных, но и на прямостоящих стволах и ветках. Для этого вида характерна редкая среди гетеробазидиальных грибов узкая специализация на определенных субстратах: растет он исключительно на *Alnaster fruticosa*, и его географическое распространение ограничивается севером Сибири.

Эксидиопсис левкофеа (*E. leucorhaea*) также имеет стереоидные плодовые тела, и он еще более сухойлюбивый, чем предыдущий вид. Этот гриб имеет округлые, широкораспростертые, со свободными краями, толстые, корковидные, бледно-охряные плодовые тела диаметром до 3 см, растет на сухих ветвях барбариса и других кустарников в горах Копет-Дага. Этот вид принадлежит к средиземноморскому географическому элементу и подтверждает тот факт, что среди гетеробазидиальных грибов встречаются особи, приспособленные как к влажным, так и к сухим экологическим нишам.

Многие грибы рода *бурдоция* (*Bourdottia*) имеют незаметные плодовые тела в виде очень тонких пленок на гниющей древесине.

Более толстые плодовые тела имеет *бурдоция Гальзини* (*B. galzinii*), которая сравнительно часто встречается на гниющих стволах бука и дуба в Закавказье. Гриб легко узнать по широко-распростертым, студенистым, бесцветным или сероватым плодовым телам, которые своей глянцевой поверхностью отчетливо выделяются на субстрате. Этот вид — типичный представитель флоры широколиственных лесов. В СССР он встречается еще и в Закарпатье.

Род *себацина* (*Sebacina*) объединяет грибы, которые имеют довольно толстые студенистые или мясистые плодовые тела. В широколиственных лесах широко распространен гриб *себацина инкрустанс* (*S. incrustans*). Его широкораспростертые, крупные, диаметром до 20 см и толщиной до 5 мм, беловатые плодовые тела начинают свое развитие на почве, но могут прикрепляться к любым субстратам: к лесному опаду, к сухим или живым стеблям травянистых растений и т. д. Этот гриб не является паразитирующим видом, но если попадет на одно- или двухлетние молодые деревья, то, разрастаясь, может их задушить.

Строение плодовых тел у грибов рода *протодонция* (*Protodontia*) похоже на строение резупинатных видов семейства гиднацевых (*Hydnaceae*). Они растут или на гниющей древесине, или на сухих черешках папоротников и состоят из шипов, прикрепленных к тонкому субикулуму. Гимений расположен только на шипах,

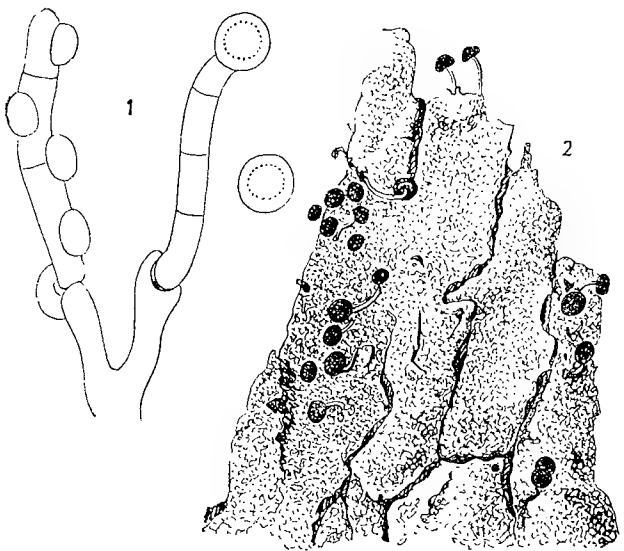


Рис. 229. Флеогена фагина (Phleogena faginea): 1 — плодовое тело; 2 — базидии и споры.

Самый обычный гриб этого рода — *протодонция пиццикола* (*P. pisicola*) — нередко встречается на гниющей древесине хвойных пород в лесах умеренного пояса. Его шипы, как правило, длиной до 3 мм; плодовые тела очень нежные. Этот гриб влаголюбивый и потому появляется поздно осенью, когда условия для него наиболее благоприятны.

Представители рода *эксидия* (*Exidia*) — одни из самых обычных и хорошо отличимых представителей дрожжалковых грибов. Они имеют крупные, подушковидные, коричневые, бурые или черные студенистые плодовые тела, которые располагаются на сухих ветках и подобны кусочкам мармелада. Но такими они бывают только в дождливую погоду. В сухую погоду они очень быстро высыхают и превращаются в твердые тонкие корочки. Эти корочки сравнительно долго сохраняют жизнеспособность. Гербарные образцы при смачивании их водой можно оживить даже после двухлетнего хранения. В природных условиях *эксидия* благодаря этой особенности практически всегда выживает в неблагоприятные сухие периоды.

Развитие плодовых тел *эксидий* начинается в середине сентября, когда относительная влажность воздуха достаточно высока. В странах с мягким климатом они продолжают развиваться непрерывно до весны, поэтому их можно отнести к зимним грибам. Морозы до -10°C не причиняют *эксидиям* серьезного вреда, и когда температура снова поднимается выше нуля, они продолжают расти и спорулировать. Но и в условиях более суровой зимы, например в средней полосе европейской части СССР, грибы некоторых видов каждый год успешно переносят холод благодаря снежному покрову, который защищает их плодовые тела от морозов. Перезимовавшие особи можно встретить сразу же после таяния снега, и их жизнедеятельность продолжается в течение нескольких недель.

Эксидия встречается на древесине хвойных и лиственных пород. На ветвях лиственных деревьев часто поселяется *эксидия glandulоза* (*E. glandulosa*). Ее черные подушковидные глянцевые плодовые тела бывают высотой до 2 см и диаметром до 10 см. Поздней осенью на тонких веточках березы, ивы и ольхи появляются изящные полупрозрачные воронки *эксидии рецисы* (*E. recisa*, табл. 41). На коре отмерших стволов сосны и ели можно нередко найти *эксидию сахарину* (*E. saccharina*). У этого гриба плодовые тела имеют неправильную форму, верхняя сторона их очень волнистая и морщинистая. Они достигают диаметра 10 см и имеют коричневую окраску жженого сахара.

Род *дрожжалка* (*Tremella*) объединяет грибы, которые имеют плодовые тела такого же строения, что и в роде *эксидия*. Но, как правило, дрожжалки бывают более яркие, желтые, оранжевые, часто

имеют кустисто-лопастную форму. Эти два рода различаются и формой спор: у *эксидий* они алантоидные, а у *дрожжалок* шаровидные или яйцевидные.

Самый обычный гриб рода *дрожжалка* — *T. mesenterica*. У него лопастные ярко-желтые плодовые тела, которые появляются на сухих веточках лиственных пород поздно осенью. Он растет как сапротроф и относится, как и многие *эксидии*, к зимним грибам.

Кроме сапротрофов среди *дрожжалок* есть немало и микофилов, паразитирующих на других грибах. На гимении афиллофорового гриба *Aleurodiscus amorphus* растет *дрожжалка гриболюбивая* (*T. mycetophiloides*). Ее плодовые тела маленькие, бугорковидные, почти бесцветные или бледно-коричневые. Такие же маленькие плодовые тела имеет *дрожжалка бугорчатая* (*T. tubercularia*), развивающаяся на стромах крупных пиреномицетов. Как правило, грибы этих двух видов не оказывают заметного влияния на развитие тех грибов, на которых они паразитируют. Некоторые микопаразиты из рода *Tremella* все-таки вызывают уродливость плодовых тел своих хозяев.

Дрожжалка T. encephala паразитирует на грибах *Stereum sanguinolentum* и других видов этого рода, растущих на хвойных породах. Плодовые тела этой дрожжалки почти шаровидные, извилисто-морщинистые, диаметром до 1,5 см, охряные. На разрезе грибов видно, что они имеют белую, сравнительно твердую, мясистую кожистую сердцевину, которая покрыта тонким охряным студенистым слоем. Белая сердцевина — это изменившееся под влиянием паразита плодовое тело гриба рода *Stereum*, а сам паразит имеет вид студенистой пленки.

Своеобразный род *псевдохидиум* (*Pseudohydium*) представлен лишь одним видом — *псевдохидиум желатиновый* (*P. gelatinosum*). Его боком прикрепленные, белые и полупрозрачные, диаметром до 7 см шляпки растут на гниющих хвойных пнях. На нижней стороне шляпки располагаются конические шипы длиной до 7 мм, как у ежовиковых грибов. Крупное студенистое плодовое тело этого гриба в сухую погоду не так легко теряет воду, как плодовые тела *эксидии* и *дрожжалки*, но после высыхания отмирает. Оно служит как бы резервуаром для воды и за счет запасенной в нем влаги гриб живет и спорулирует длительное время, даже в сухую погоду.

Род *тремискус* (*Tremiscus*) также представлен только одним видом — *тремискус гелвеллоидный* (*T. helvelloides*, табл. 41). Это сравнительно крупный гриб. Его прямостоящие лопатообразные или воронковидные плодовые тела имеют желтовато-красную окраску и бывают высотой до 10 см. Может показаться, что растут они прямо на почве, но в действительности их субстратом является погруженная в почву древесина. *T. helvelloides* поселяется в сосновых борах, но его мож-

но встретить и в дубравах. Он съедобен, отличается приятными вкусовыми качествами.

ПОРЯДОК ДАКРИМИЦЕТОВЫЕ (DACRYMYCETALES)

СЕМЕЙСТВО ДАКРИМИЦЕТОВЫЕ (DACRYMYCETACEAE)

Дакримецетовые грибы имеют базидии очень характерного строения. Зрелые базидии вилкообразные, у них по одной споре на верхушках обоих ответвлений (удлиненных и утолщенных стеригм). В отличие от всех остальных базидиомицетов дакримецетовые грибы имеют многоклеточные базидиоспоры (многоклеточные базидиоспоры встречаются еще и у некоторых представителей рода септобазидиум из порядка аурикуляриевых). Споры обычно имеют по 3—7 поперечных перегородок, но встречаются и с 15 перегородками, а также бывают как с поперечными, так и с продольными перегородками. Грибы лишь некоторых видов имеют одноклеточные споры. Плодовые тела дакримецетовых грибов разнообразны: широко распростертые, кортициевидные, студенистые, подушковидные, хрящеватые, чашевидные, булавовидные или кустисторазветвленные, как рогатиковые грибы. Почти все они желтые или оранжевые благодаря содержанию каротиноидных пигментов в базидиях и спорах и в вегетативных гифах плодовых тел.

У многих дакримецетовых студенистые плодовые тела примерно того же типа, что у родов *эксидия* и *дрожжалка*.

Все дакримецеты — сапротрофы на гниющей древесине. Более примитивные грибы в этом семействе относятся к роду *цериномицес* (*Cerinomyces*). Они имеют широко распростертые тонкие сухие плодовые тела. Следует обратить внимание на то, что стеригмы у представителей этого рода той же длины, что и у видов со студенистыми плодовыми телами. Это означает, что длина стеригм у дакримецетов — не чисто функциональное явление, как у представителей дрожжалковых, а стабильный и основной признак этой группы грибов.

Бугорковидные или подушковидные плодовые тела характерны для грибов рода *дакримицес* (*Dacrymyces*). На опавших ветках и на поваленных стволах хвойных деревьев растет *дакримицес деликвесценс* (*D. deliquescens*). Его плодовые тела встречаются группами на участках длиной до 30 см и шириной 10 см, где развивается мицелий гриба. Мицелий растет на сравнительно ограниченной площади, но интенсивно разлагает древесину. Участки древесины, зараженные *D. deliquescens*, всегда четко ограничены, темнее и гораздо влажнее окружающей древесины, а во время полного

развития плодовых тел зараженная древесина становится ломкой. Плодовые тела этого гриба появляются в виде мягкостуденистых оранжевых бугорков и подушечек. Сначала в них развиваются не базидии, а органы бесполого размножения, их поверхность покрыта массой оидий (а р т р о с п о р). Но при дальнейшем развитии плодовое тело меняет свою окраску, бледнеет и становится желтоватым. Изменения в окраске плодового тела связаны с прекращением образования оидий и развитием базидий и базидиоспор. В колонии гриба можно наблюдать плодовые тела на разных стадиях развития, как с оидиями, так и с базидиями. У грибов некоторых видов этого рода бесполое размножение отсутствует, а в плодовых телах сразу развиваются базидии (табл. 41).

Для дакримицеса характерно прорастание спор не прямо в гифы, а в маленькие шаровидные конидии, причем каждая клетка споры дает одну конидию.

Гриб *калоцера вискоза* (*Calocera viscosa*) на первый взгляд напоминает рогатиковые грибы: он имеет роговидные, кустисторазветвленные, ярко-оранжевые плодовые тела. Может показаться, что они растут на почве, но в действительности субстратом служит погруженная в почву гниющая древесина. Осенью они часто встречаются в хвойных лесах. Несмотря на большое сходство с рогатиковыми грибами, *C. viscosa* можно легко узнать по жесткой, хрящеватой консистенции плодового тела (табл. 41).

C. cornea отличается от *C. viscosa* маленькими, высотой до 1,5 см, неразветвленными плодовыми телами. Гифы ее мицелия развиваются в поверхностных слоях древесины, внутри ее клеток. Под самым верхним слоем древесины образуется крупное бесформенное сплетение гиф, на котором очень быстро развиваются плодовые тела в виде маленьких желтых зубцов. Желтая пигментация защищает гриб от солнечного излучения. В плодовых телах высотой 1—2 мм развиваются гимений и базидии, созревают споры. В очень влажных местах обитания плодовые тела до образования гимения имеют более крупные размеры, чем в нормальных условиях.

Гриб *дакриопинакс спатулярия* (*Dacryopinax spathularia*) также имеет роговидные или лопатообразные плодовые тела, но гимений развивается только на одной их стороне, а другая остается стерильной, в отличие от *калоцеры*, у которой гимений покрывает всю поверхность плодового тела. *D. spathularia* — обитатель тропических и субтропических регионов, встречается и на Дальнем Востоке. Он имеет сравнительно редкое для обитающих на деревьях базидиомицетов свойство — явно выраженную карбофильность. Чаще всего его можно найти на обуглившихся стволах, где еще нет признаков развития других базидиомицетов (рис. 228).

Подкласс включает базидиальные грибы, у которых базидия вырастает из толстостенной покоящейся клетки — телиоспору. В цикле развития телиоспора выполняет функцию зимующей стадии, в которой гриб переносит неблагоприятные условия. В подклассе два порядка: *головневые* (Ustilaginales) и *ржавчинные* (Uredinales) грибы, исключительно паразиты высших растений.

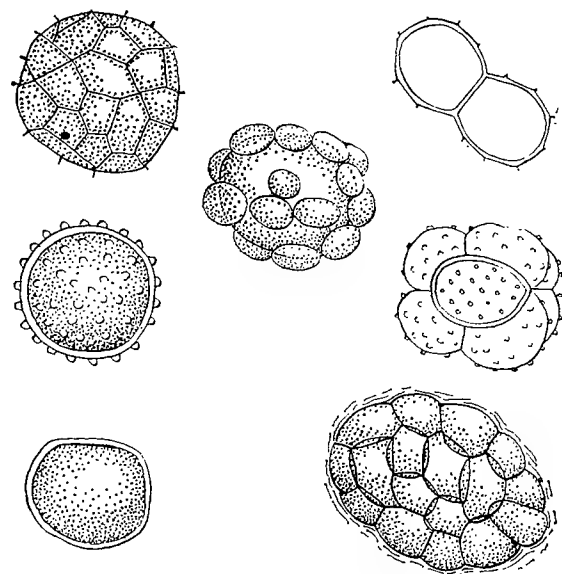


Рис. 230. Различные споры головневых грибов.

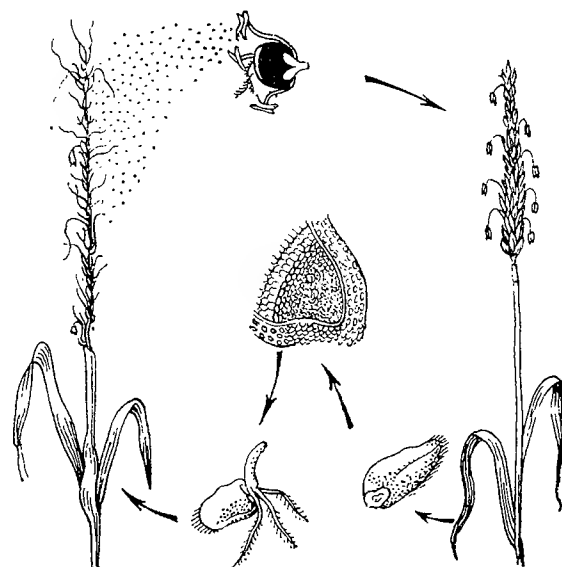


Рис. 231. Цикл развития возбудителя пыльной головни пшеницы.

ПОРЯДОК ГОЛОВНЕВЫЕ (USTILAGINALES)

Головневые грибы — интересная во многих отношениях группа паразитических организмов, поражающих свыше 4000 видов растений-хозяев. Известно около 1200 видов головневых грибов, объединяемых в 35 родов, из которых в СССР распространено свыше 300 видов.

Головневые грибы поражают большинство органов своих растений-хозяев, как вегетативные, так и репродуктивные: почки, листья, стебли, плоды, семена, цветки и различные части соцветий. Реже они развиваются на корнях. Инфицированные части растений выглядят как обугленные или покрытые сажей, в связи с чем заболевания растений, вызываемые головневыми грибами, носят название «головня». Головневые распространены от Арктики и Антарктики до тропиков, в пустынях и тундре, почти всюду, где произрастают цветковые растения.

Образующаяся в пораженных головневыми грибами органах растений-хозяев темная пылящая масса, сходная с сажей, представляет собой скопления спор головневых грибов. Эти споры называют телиоспорами или устоспорами. Они имеют округлую форму, обладают плотной оболочкой, состоящей в основном из хитина, пигментов-меланинов и углеводов-алканов, окрашены обычно в черный, коричневый, желтый или фиолетовый цвет. Плотная оболочка телиоспор предохраняет живую клетку гриба от губительных факторов окружающей среды — воздействия высокой и низкой температуры, солнечных лучей, недостатка или избытка влаги и т. д. Телиоспора — генеративная структура головневых, в которой осуществляются важнейшие цитологические процессы — кариология и мейоз, обеспечивающие половую изменчивость. Размеры телиоспор варьируют от 5 до 30 мкм. В систематике и диагностике головневых грибов широко используются такие особенности строения спор, как цвет, форма, а также структура их поверхностного слоя — экзоспория. Последняя может быть гладкой, бородавчатой, сетчатой, ячеистой или бороздчатой (рис. 230). Между этими типами имеются многочисленные переходные формы. В последнее время в систематике головневых именно эти признаки используются для разграничения видов, чему способствует широкое привлечение для изучения телиоспор сканирующей электронной микроскопии.

Способ прорастания телиоспор служит основой для разделения порядка Ustilaginales на два семейства — *устилаговые* (Ustilaginaceae) и *тиллециевые* (Tilletiaceae). Для первого из них характерно прорастание спор с образованием разделенной на клетки ростковой гифы, или про-

мицелия, со споридиями — мелкими овальными клетками, располагающимися по бокам. Представителям второго семейства свойственно прорастание спор с образованием одно-клеточного промицелия с нитевидными споридиями, формирующимися на его вершине и нередко контактирующими между собой посредством особого рода «мостиков» (рис. 231).

Головневые грибы продуцируют в растениях колоссальные количества спор. Например, при заражении зерновки пшеницы грибом *Tilletia caries* в этой зерновке образуется от 8 до 20 млн. спор, а в одном пораженном колосе до 200 млн. спор. В 1 см³ галловой ткани кукурузы, зараженной грибом *Ustilago maydis*, формируется до 400 млн. спор. Это означает, что если кукуруза поражена заболеванием на 10%, то на 1 га кукурузного поля в конце лета число спор достигает 125 млрд.

Скопления спор головневых грибов, обычно замещающие собой какой-либо орган растения-хозяина или участок ткани, именуют с о р у с о м. Особенности строения соруса являются важнейшими признаками в родовой систематике головневых. Хорошо оформленные, округлые сорусы образуются при заражении головневыми злаков или осок, где они замещают плодики — соответственно зерновки и орешки. При заражении листьев сорусы нередко принимают вытянутую, линейную форму, ограниченную параллельными жилками. Подобная форма обычна для *Ustilago*

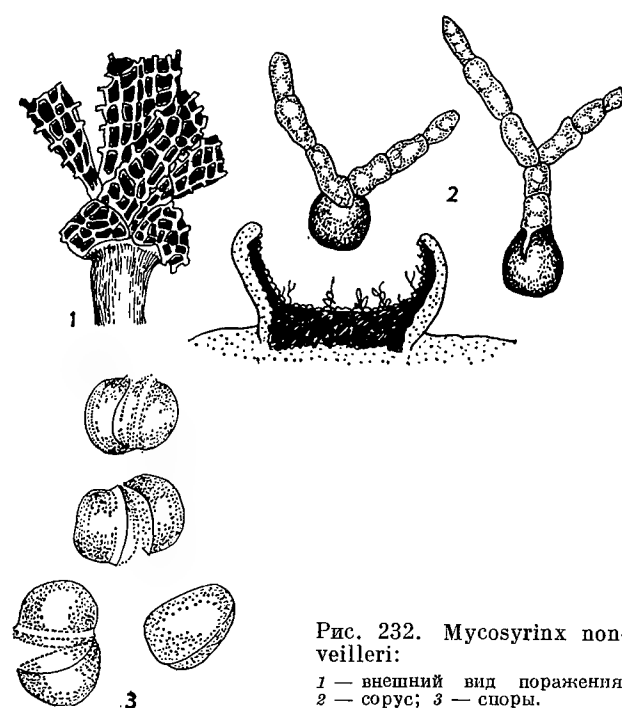


Рис. 232. *Mycosyrinx non-veilleri*:

1 — внешний вид поражения; 2 — сорус; 3 — споры.

striiformis, *Schizonella melanogramma* и других видов. Нередко сорусы замещают целый комплекс элементов репродуктивных органов растений-хозяев. Подобный сложный сорус имеет,

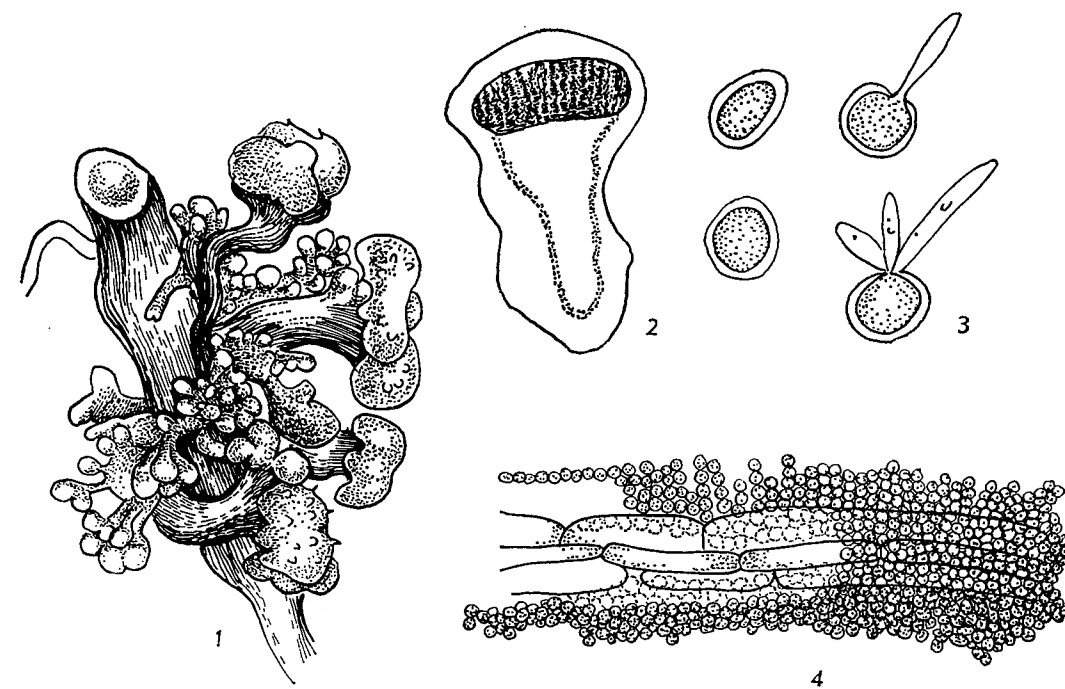


Рис. 233. *Liroa emodensis*:

1 — внешний вид поражения; 2 — срез через галл; 3 — прорастающие споры; 4 — споры в галле.

например, *Ustilago tritici*. У этого вида сорус, вначале формирующийся на каждом отдельном сегменте оси колоса, впоследствии замещает целую группу колосков, включая стержень, колосковые и цветковые чешуи, завязи и тычинки. У некоторых видов, например у *U. violacea*, отдельные сорусы замещают пыльники тычинок.

Строение сорусов головневых довольно разнообразно. Как известно, эта группа лишена плодовых тел. Тем не менее у некоторых из них встречаются сорусы с развитыми строматическими образованиями. Наиболее характерны они у тропического рода *Mycosyrinx* (рис. 232). У видов этого рода двухслойная строма несколько напоминает плодовые тела дискомицетов. Развитые стромы характерны также для представителей родов *Cintractia*, *Liroa* (рис. 233), *Pericladium*.

Сорусы часто покрыты мицелиальной оболочкой — перидием, предохраняющим споры в сорусе от высыхания и повреждений насекомыми. Перидий образован несколькими слоями гиф, тесно спаянными между собой клеточными стенками. Наличие перидия — важный таксономический признак для разграничения родов и видов головневых.

В сорусах споры часто собраны в клубочки и. Степень спаянности спор в таких клубочках варьирует от слабой (род *Sorosporium*) до весьма значительной (роды *Thecaphora*, *Tolyposporium*). Клубочки характерны для многих родов головневых. Они различаются по количеству спор в них (от 2 до 100 и более), а также по структуре. У представителей рода *доассансия* (*Doassansia*), поражающих водные растения, шаровидные клубочки спор окружены слоем стерильных клеток в виде своеобразной плотной оболочки, в то время как у видов рода *доассансиопсис* (*Doassansiopsis*), стерильные клетки находятся внутри клубочков (рис. 234). У некоторых головневых, например у *Schizonella melanogramma*, паразитирующей на листьях осок, или у *Schroeteria delastrina*, поражающей семена вероник, споры сростаются парно. Своеобразные клубочки, окруженные слоем стерильных мелких клеток, имеют виды рода *уроцистис* (*Urocystis*).

Формирование спор сопровождается постепенным увеличением их размеров, что влечет за собой и рост самих сорусов. Это приводит к разрывам покровов зараженного органа и к высвобождению спор, разносимых далее ветром. Разрастание мицелия и дифференциация сорусов нарушают в инфицированном растении развитие тканей, органов. Больные растения претерпевают подчас причудливые изменения во внешнем строении. Болезнь может проявиться в виде коростинков, пятнистостей, местного разрастания тканей (так называемых галлов), в виде уродств: карликовости, гигантизма, гермафродитизма, израсстания, кустистости и т. д. Появление галлов на растениях вызывают грибы нескольких видов головневых. Наиболее известно галлообразование у кукурузы, зараженной грибом *Ustilago maydis*. Галлы имеют вид внушительных по размерам (диаметром до 50 см) белых наростов, которые обычно можно видеть на листьях и стеблях. Во многих случаях поражаются отдельные зерновки в початках, а также мужские цветки в метелках. Пораженных зерновок в початке может оказаться много, и в этом случае весь початок уродливо разрастается (рис. 235).

Не менее своеобразно выглядят метелки и початки кукурузы при пыльной головне (рис. 236), вызываемой грибом *Sorosporium reilianum*. Галлы в этом случае не образуются, но листья обвертки, лепестки околоцветника и пестики резко вытягиваются в длину. Ко времени сбора урожая вместо початков под оберткой оказывается лишь пылящая сухая черная масса спор. Этот вид сходным образом поражает также и сорго.

На листьях, стеблях и соцветиях ежевника встречаются довольно крупные галлы, диаметром 1—2 см, вызываемые *Ustilago trichophora*. На корнях растений из семейств осоковых и ситниковых галлы образуются при заражении голов-

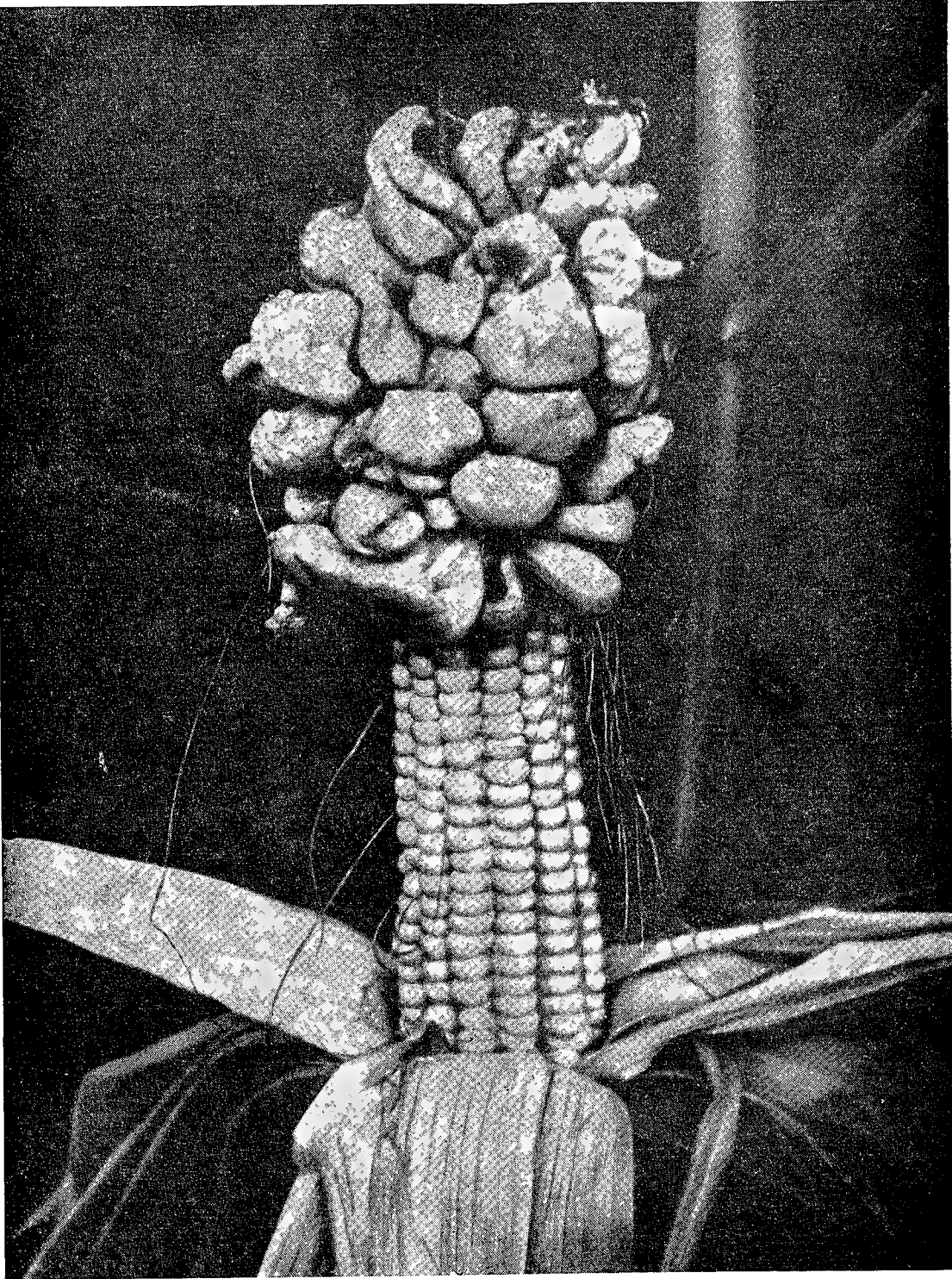


Рис. 235. Пузырчатая головня кукурузы (возбудитель — *Ustilago maydis*). Пораженный початок.

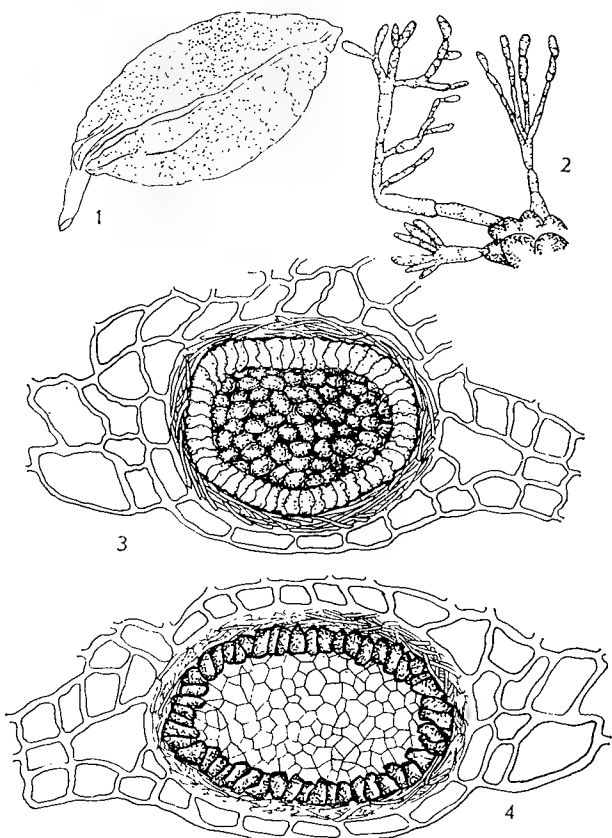


Рис. 234. *Doassansia alismatis*: 1 — поражение на листе *Alisma* sp.; 2 — прорастание споры; 3 — сорус; 4 — *Doassansiopsis hydrophila*, сорус.



Рис. 236. Пыльная головня кукурузы (возбудитель — *Sorosporium reilianum*). Пораженный султан кукурузы.

невыми грибами из рода *энторриза* (*Entorrhiza*). Интересно преобразование в строении цветков у двудомного растения дремы белой (*Melandrium album*), которое вызывается грибом *Ustilago violacea*. У зараженных цветков вместо пестиков образуются тычинки. Однако вместо пыльцевых зерен в таких тычинках можно видеть споры гриба.

В большинстве случаев головневые грибы способны развиваться лишь в растениях одного или нескольких близкородственных видов. Подобная избирательность видов головневых свойственна многим паразитическим организмам и является следствием длительной совместной эволюции грибов и растений-хозяев. Головневые грибы заражают примерно 4200 видов цветковых растений, или 2% от их числа. Прежние сообщения о нахождении головневых на голосеменных, папоротниках, плаунах и мхах оказались либо неверными, либо сомнительными. Из 94 порядков и 436 семейств цветковых головневые поражают представителей 47 порядков и 83 семейств. При этом они отдают большее «предпочтение» однодольным растениям. Так, на представителях класса однодольных развивается около 850 видов головневых, а на цветковых из класса двудольных примерно 350 видов, что составляет соответственно 71 и 29%.

Распределение головневых по семействам цветковых растений также отличается избирательностью, неравномерностью. Ведущим семейством по числу поражаемых видов оказывается семейство *Росеае* (злаки), на представителях которого обитает более половины всех головневых, т. е. около 600 видов. Среди них важнейшие возбудители зерновых культур. На осоках (сем. *Сурегасеае*) развивается около 120 видов, на сложноцветных (сем. *Астерасеае*) — 70, на *Рolygonасеае* — 56, на *Лилиасеае* — 30, на *Саргophyllасеае* — 30. В целом на представителей этих шести семейств приходится более 900 видов головневых, т. е. 76% от их общего числа. На представителях остальных 77 семейств обитают лишь 240 видов головневых. Головневые — обитатели травянистых растений. Лишь 27 видов, в основном из тропических регионов, поражают деревья, кустарники и лианы.

Головневые грибы осуществляют инфицирование растений разнообразными способами. Можно различить следующие основные пути, которыми грибок проникает в растения. При проростковой инфекции прорастающие споры заражают coleoptиль или другие части проростка. Мицелий обычно через основание первого листа проникает в апикальный район проростка, откуда происходит дальнейшее распространение мицелия возбудителя по растению. Такой способ проникновения гриба типичен для многих видов из родов *Tilletia*, *Ustilago* и др. При эмбриональной инфекции гифы проникают в зародыши во время цветения растений; следующей весной осу-

ществляется системное заражение проростка из инфицированных тканей зародыша. В ходе эмбриональной инфекции поражается лишь орган дочернего растения (зародыш), тогда как само материнское растение, через ткани которого происходит заражение, остается практически здоровым. Внедрение инфицирующих гиф обычно осуществляется через перикарпий и базальную часть эндосперма зерновки. Эмбриональная инфекция хорошо изучена у возбудителей пыльной головни пшеницы и ячменя — *Ustilago tritici* и *U. nuda*. При листовой инфекции внедрение мицелия происходит через молодые листья (виды *Entyloma*, *Urocystis*, *Doassansia* и др.). Последующее развитие мицелия носит ограниченный характер. Сорусы в этом случае развиваются в непосредственной близости от локализации инфицирующих спор. При почковой инфекции внедрение мицелия происходит через пазушные почки и распространение мицелия носит полудиффузный характер. Для многих видов заражение через почки является дополнительным путем инфекции, как, например, у *Ustilago maydis*. Побеговая инфекция обычна для видов, поражающих многолетние травы, способные к кущению. В этом случае мицелий, зимующий в корневищах, ежегодно заражает побеги, возобновляющиеся весной из спящих почек. Происходит системное поражение мицелием растения, в ходе которого зараженной оказывается целая группа побегов, составляющая «куст» многолетнего злака или осоки. Такой способ инфекции характерен, например, для *U. hypodytes*. В ходе генеративной инфекции мицелий внедряется в растение через органы генеративной системы, в первую очередь через части цветка и соцветий. Распространение мицелия в этом случае строго локально. При генеративно-проростковой инфекции летом заражаются поверхностные ткани зерновок злаков, а следующей весной поражается проросток и далее все растение. Этот способ инфекции является промежуточным между проростковым и эмбриональным. Он характерен, например, для *U. avenae* и *U. kolleri*. Мицелий этих видов зимует в поверхностных тканях перикарпия зерновок, распадаясь там на клетки разнообразной формы — гемы.

Большинство головневых грибов являются гетероталлическими организмами. Это означает, что для завершения цикла развития и формирования нового поколения спор необходимо слияние двух мицелиальных клеток, или споридий, относящихся к противоположным типам скрещивания, или спаривания. Вскоре после прорастания спор обычно осуществляется плазмогамия — слияние разнополюх гаплоидных клеток. Плазмогамия дает начало дикариофазе — той части ядерного цикла, при которой слившиеся в результате плазмогамии клетки размножаются, сохраняя по два гаплоидных ядра.

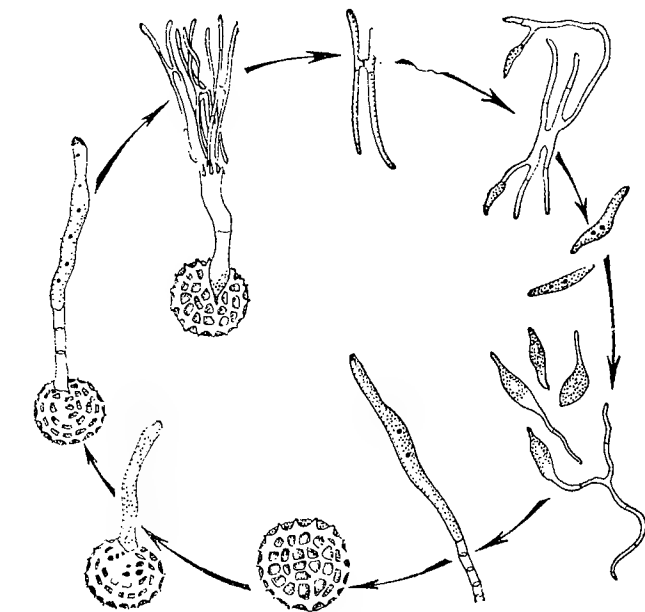


Рис. 237. Цикл развития возбудителя твердой головки пшеницы.

Последние располагаются вблизи друг от друга, образуя дикарион. С возникновением дикариофазы грибок приобретает способность к паразитическому развитию в тканях растения. У большинства видов головневых практически весь внутриклеточный мицелий оказывается дикариотическим. Завершается дикариофаза кариогамией — слиянием двух гаплоидных ядер в одно диплоидное. Кариогамия осуществляется обычно в молодых телиоспорах. Зрелая телиоспора представляет собой диплоидную зиготу — завершающее звено в цикле развития головневого гриба. Гаплоидные ядра, образовавшиеся в ходе мейоза при прорастании телиоспоры, мигрируют в промицелий, а оттуда в споридии или гаплоидные гифы. После слияния последних (плазмогамии) ядерный цикл возобновляется. Таким образом, в течение ядерного цикла у головневых грибов различимы гаплоидная, дикариотическая и диплоидная фазы.

Для видов головневых характерны существенные различия в деталях прохождения ядерных циклов. Эти различия касаются многообразия способов плазмогамии, поведения в промицелии гаплоидных ядер, неустойчивости дикариофазы и гаплофазы. Большинство видов головневых зимует в диплофаза до прорастания весной телиоспор. У каждого гетероталлического вида имеется собственная генетическая система, регулирующая совмещение гаплоидных ядер, их слияние и последующую рекомбинацию. Генетические системы «по полу» у головневых различаются по количеству локусов, контролирующих слияние ядер,

а также по числу аллелей в этих локусах. Значительную группу среди головневых составляют гомоталлические виды. У таких видов каждая отдельная споридия способна вызвать инфекцию с завершением цикла без предварительного слияния с другой споридией.

Головневые грибы способны в гаплоидной фазе развиваться на искусственных средах, что впервые было показано О. Брефельдом. Это обстоятельство позволяет исследовать многие стороны их биологии. На таких видах, как *U. maydis* и *U. violacea*, удалось решить ряд частных проблем генетики микроорганизмов.

Основное практическое значение головневых грибов состоит в том, что среди них имеется группа видов (их около 20), ежегодно приносящих значительный ущерб зерновым культурам во всех странах мира. Снижение урожая различных зерновых культур может достигать в отдельные годы 10—30% и более.

Среди головневых заболеваний пшеницы наиболее распространены и вредоносны в нашей стране твердая головня (возбудитель *Tilletia caries*), пыльная головня (возбудитель *Ustilago tritici*), а также карликовая головня (возбудитель *Tilletia controversa*). Зерновки пшеницы, пораженные твердой головней, сохраняют внешние покровы неповрежденными, но вместо эндосперма развивается темная споровая масса. При этом такие зерновки несколько вздуваются, приобретая более шаровидную форму по сравнению с нормальными зерновками. Веса такие зерновки значительно меньше нормальных, в связи с чем к моменту окончательного созревания пораженные колосья остаются прямыми, тогда как здоровые часто поникают. Заражение проростков грибом *Tilletia caries* осуществляется спорами, находившимися на поверхности заспоренных зерновок. Гриб весной внедряется в coleoptиль, локализуясь в основании первого листа, а затем мицелий проникает непосредственно в апекс проростка. По мере роста и дифференциации растений грибок из апекса перемещается во флоральные меристемы пшеницы, а оттуда в формирующиеся зерновки, где приступает к спорообразованию, замещая спорами ткани эндосперма. Проростки пшеницы восприимчивы к заражению в течение 1—8 дней после прорастания зерновок, а в дальнейшем растения сохраняют устойчивость к инфекции.

Весьма близок по биологии к предыдущему виду возбудитель гладкой головни пшеницы *T. laevis*. Это заболевание, столь же вредоносное, как и твердая головня, обнаруживается в посевах пшеницы преимущественно в южных районах страны. *T. laevis* отличается гладкими спорами, тогда как у *T. caries* споры сетчатые.

При пыльной головне пшеницы разрушаются все части колоса за исключением стержня, замещаясь обильно пылящей черной споровой массой.

Для возбудителя *Ustilago tritici* характерен эмбриональный способ инфекции. Заражение происходит еще во время цветения пшеницы; мицелий достигает зародыша и зимует в нем, а следующей весной трогается в рост одновременно с прорастанием зерновки. Гифы достигают флоральных меристем и по мере их дифференциации разрушают все ткани колоса (рис. 237). Пыльная головня — трудноискоренимая болезнь, вызывающая до сих пор значительные потери посевов пшеницы, достигающие в отдельные годы 10% урожая. В настоящее время в нашей стране известно более 60 рас возбудителя, хорошо приспособившихся ко многим сортам пшеницы.

Карликовая головня озимой пшеницы по характеру поражения зерновок, морфологии спор возбудителя и ядерному циклу близка к твердой головне пшеницы. Однако эта болезнь отличается по симптомам проявления болезни, в частности пораженные растения отстают в росте и сильно кустятся. Карликовая головня распространена в основном в южных районах страны и не столь обычна, как твердая или пыльная головня. Споры, инфицирующие проростки пшеницы, располагаются не на поверхности зерновок, как у возбудителя твердой головни пшеницы, а на поверхности почвы и в верхних ее слоях, что значительно затрудняет борьбу с этим весьма вредоносным заболеванием.

В Индии, Мексике и на юге США пшеницу поражает опасный возбудитель индийской, или карнальской, головни пшеницы — *Neovossia indica* (рис. 238). Этот грибок является в СССР карантинным объектом, в связи с чем партии импортируемой пшеницы находятся под пристальным контролем.

Меньший вред в СССР посевам пшеницы приносит возбудитель стеблевой головни пшеницы *Urocystis tritici*, встречающийся в основном в южных районах страны. Как и в случае стеблевой головни ржи (возбудитель *U. occulta*), поражение развивается на стеблях и листьях в виде продольных черных полос, слегка выпуклых, заполненных спорами. Несмотря на то, что в СССР стеблевая головня пшеницы встречается лишь изолированными очагами, ее необходимо рассматривать как потенциально весьма опасную. В США в наиболее пораженных головней районах потери зерна от этого заболевания достигали 35—40%.

Среди других заболеваний зерновых значительной вредоносностью отличается пыльная головня ячменя (возбудитель *U. nuda*, рис. 239). Это заболевание во многом сходно с пыльной головней пшеницы. Заражение также осуществляется в момент цветения, в результате чего мицелий локализуется в зародыше, где и зимует. Дальнейшее развитие болезни сходно с развитием пыльной головни пшеницы. Пыльная головня ячменя — одна из наиболее вредоносных болезней.

Потери урожая зерна могут достигать 5—6%. В посевах ржи в отдельные годы отмечаются вспышки твердой, или мокрой, головни (возбудитель *Tilletia secalis*).

Среди других заболеваний, наносящих ущерб посевам ячменя, — твердая, или каменная, головня (возбудитель *Ustilago hordei*), а также черная пыльная головня, вызываемая *U. nigra*. При сильном развитии этих заболеваний недобор урожая зерна может достигать 10—15%. *U. hordei* по биологии весьма близок к *U. kolleri* — возбудителю покрытой головни овса. Оба этих гладкоспоровых вида обладают проростковым способом инфекции и аналогичным способом прорастания спор.

При пыльной головне овса (возбудитель *U. avenae*) полностью разрушаются все части цветков, замещаясь пылящими сорусами. Эта болезнь чрезвычайно широко распространена в посевах овса, отличаясь сильной вредоносностью. Для *U. avenae* характерна генеративно-проростковая инфекция — промежуточная между проростковой и эмбриональной. Летом инфицируются поверхностные ткани зерновок, в которых



Рис. 238. Поражение пшеницы индийской головней (возбудитель — *Neovossia indica*).

Рис. 239. Поражение ячменя пыльной головней (возбудитель — *Urocystis nuda*).

мицелий зимует, не проникая в зародыш. Весной следующего года мицелий инфицирует проростки овса.

Кукурузу поражает уже упоминавшийся возбудитель пузырчатой головни кукурузы *U. maydis*, вызывая весьма характерные симптомы (рис. 235), также отличающийся вредоносностью и встречающийся практически во всех районах кукурузосеяния. Возбудитель заболевания, как и сама кукуруза, имеет американское происхождение. Известно, что ацтеки использовали галлы, образующиеся при заболевании, в качестве галлюциногенов в национальных ритуальных пиршествах. Молодые галлы, в которых еще не началось созревание спор, видимо, вполне съедобны. На открытых рынках Мексики и других стран Центральной Америки ежегодно реализуется свыше 500 т свежих галлов, где этот продукт известен под названием «куитлакохе». В последние годы в Мексике торговлю куитлакохе развернул ряд частных фирм. Стоимость 200 г особым образом приготовленного продукта составляет 1 доллар 45 центов, т. е. сравнительно дорого. По вкусовым качествам галлы пузырчатой головни напоминают шампиньоны, хотя и обладают сравнительно невысокой питательной ценностью. Следует подчеркнуть, что желательно проведение дополнительных исследований токсичности пузырчатой головни, поскольку, по некоторым сведениям, споры могут быть причиной токсикозов и аллергий.

Кукуруза восприимчива к заражению *U. maydis* практически все время, когда у нее имеются доступные для инфицирования меристематические ткани. При заражении початков споры проникают между неплотно прижатыми листовыми обертками в начале процесса опыления. Ежегодные потери от болезни у восприимчивых гибридов кукурузы в последнее время оцениваются в 10% урожая.

Среди других головневых заболеваний вредносна пыльная головня кукурузы и сорго (возбудитель *Sorosporium reilianum*). Споры гриба инфицируют растения в стадии проростков. Возбудитель пыльной головни проса *Sphacelotheca destruens* сходен по биологии с предыдущим видом. Проростки проса инфицируются в почве в течение всего довсходового периода. Вредоносностью, кроме того, отличаются возбудители зерновой головни сорго (возбудитель *S. sorghi*) и крупнопузырчатой головни сорго (возбудитель *Tolyposporium ehrenbergii*). Оба названных вида особенно ощутимый урон наносят посевам сорго в республиках Средней Азии.

Обнаружение спор головневых грибов среди семян мягкой пшеницы в захоронениях Древнего Египта свидетельствует, что в самый ранний период одомашнивания злаков ряд возбудителей уже наносил ущерб зерновым культурам.

В настоящее время защита зерновых культур от головневых грибов является общегосударственной задачей. Разработаны и внедряются научно обоснованные комплексные мероприятия, сочетающие химические меры борьбы с возбудителями с селекционными методами выведения устойчивых к болезням сортов. Одним из основных элементов в системе защиты зерновых от головни является протравливание семян. Зерно обрабатывают фунгицидами, убивающими споры и мицелий грибов, располагающихся либо на поверхности зерновки, либо в наружных ее тканях. При этом наиболее часто используются формалин, гранозан, гексахлорбензол, меркуран и др. В целях борьбы с возбудителями пыльной головни пшеницы и ячменя, возбудитель которых сохраняется в тканях зародыша, используется также термическое обеззараживание семян путем их прогрева. Наибольшие успехи в борьбе с головневыми заболеваниями наблюдаются в тех случаях, когда найдены оптимальные сочетания химической и селекционной защиты наряду с общей высокой культурой возделывания зерновых.

Повсеместно головневые грибы встречаются на дикорастущих травянистых растениях. В женских соцветиях осоки обитают многочисленные виды рода *Anthracoidea*, округлые черные сорусы которых замещают плодики. На листьях водных растений из семейства частуховых, сусаковых и других обычных грибы рода *доассансия* (*Doassansia*), *доассансионпис* (*Doassansiopsis*), *трация* (*Trasya*), образующие на поверхности листьев обильные пятна со спороношениями из клубочков спор. На листьях сложноцветных и других семейств паразитируют многочисленные виды рода *энтилома* (*Entyloma*), также формирующие пятна разнообразной формы и цветовых оттенков, в которые погружены скопления спор.

На стеблях и листьях многих родов злаков (полевица, пырей, ежа, лисохвост, тимopheевка, вейник, костер и многие другие) повсеместно образует спороношения в виде коротких черных полосок гриб *Ustilago striiformis* (полосчатая головня). Также на видах злаков вокруг стеблей нередко можно видеть пылящие черные спороношения *U. hypotydes*. В тычинках и завязях многих видов гвоздичных формирует свои сорусы *U. violacea*. На листьях тюльпанов гриб *U. heufleri* образует серые продолговатые вздутия длиной 5—12 мм, заполненные темно-бурой споровой массой. Зерновки различных видов злаков замещает несколько вздутыми округлыми сорусами гриб *U. bullata*. Во многих южных районах Китая с давних времен используют в пищу побеги водяного риса (*Zizania latifolia*), разросшиеся под влиянием гриба *Ustilago esculenta*. На ряде плантаций водяной рис специально заражают этим грибом для получения из него продукта питания.

ГРУППА РОДОВ ТЕЛИОСПОРОВЫХ ДРОЖЖЕЙ

Среди телиоспоровых грибов описано несколько родов, в цикле развития которых имеется стабильная сапротрофная дрожжевая стадия. Как несовершенные дрожжи эти стадии давно были известны под разными названиями и классифицировались среди дейтеромицетов в родах *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Candida*. Обнаружение у некоторых видов типов спаривания привело к открытию гетероталличного жизненного цикла, сходного с циклом развития головневых грибов (рис. 240). Гаплоидные дрожжевые клетки после конъюгации образуют дикариотический мицелий с пряжками, на котором развиваются телиоспоры (п р о б а з и д и и) характерной для разных видов формы. После периода покоя (в природе — после зимы) в телиоспорах происходит кариогамия и они прорастают промицелием, который рассматривается как метабазидия. Мейоз, протекающий в промицелии, приводит к образованию гаплоидных споридий, которые развиваются экзогенно и способны почковаться как обычные дрожжи. Так восстанавливается гаплоидная дрожжевая стадия. Хотя почти все известные виды телиоспоровых дрожжей, как и головневые грибы, обитают на растениях, их патогенность не была доказана.

Род *родоспори́диум* (*Rhodosporidium*) включает около 10 видов, анаморфы которых относятся к несовершенному роду красных дрожжей *родоторула* (*Rhodotorula*). Это типичные эпифиты, заселяющие поверхность живых растений во всех областях земного шара от полярных районов до тропиков. Их находят даже во льдах Антарктиды, куда они заносятся с воздушными потоками.

Бесцветные дрожжи, по циклу развития сходные с родоспориидиумом, описаны как род *лейкоспориидиум* (*Leucosporidium*) с анаморфами в роде *кандида* (*Candida*). Почти все известные виды лейкоспориидиума — облигатные психрофилы, обитающие главным образом в полярных областях Арктики и Антарктиды.

Третий род — *споридиоболус* (*Sporidiobolus*) отличается от предыдущих тем, что включает виды с баллистоспорами, поэтому анаморфы его классифицируются среди *спороболмицетов* (*Sporobolomyces*).

ПОРЯДОК РЖАВЧИННЫЕ (UREDINALES)

Грибы этого порядка паразитируют на растениях различных семейств. Характер поражения — развитие на различных органах, чаще на листьях и стеблях, пятен или полос ржаво-бурого цвета с порошащим налетом спор. По внешнему виду инфекция напоминает ржавчину. Отсюда название этой группы грибов. Ржавчина растений вызывает значительные потери урожая ряда важных сельскохозяйственных культур. Эпифитотии



Рис. 240. Схема жизненного цикла красных дрожжей родоторула — родоспоридиум (*Rhodotorula* — *Rhodosporidium*).

(массовое проявление заболеваний растений) известны с древнейших времен. Упоминание о ржавчине можно найти в литературе Древнего Египта, Рима, Греции. Описано проявление болезни и во времена удельной Руси. По наблюдениям первых земледельцев появление заболевания связано с условиями погоды — туманом и последующим прогреванием растений солнечными лучами. Давно известно, что сорта растений различаются по восприимчивости к ржавчине.

Вредоносность ржавчинных грибов заключается в том, что их гифы, распространяясь по межклетникам растений, образуют гаустории (расширения кончиков гиф разнообразной формы), которые внедряются в клетки. Таким образом происходит питание гриба за счет живого растения. Ржавчинные грибы относятся к облигатным (обязательным) паразитам, особенность которых состоит в том, что они существуют только на живых, вегетирующих растениях и не могут существовать без них. Эти грибы практически невозможно выращивать на искусственных питательных средах. В последние годы для относительно небольшого числа видов установлена возможность получения мицелия на искусственной среде. Однако получить все виды спороношений этих грибов на искусственной среде представляет чрезвычайно трудную задачу.

Мицеллий ржавчинников характеризуется обильным содержанием капель масла, в которых растворен оранжевый пигмент, обуславливающий окраску мицелия и спор.

Для большинства ржавчинных грибов характерно так называемое местное заражение. Спора гриба, попав на растение, образует клубок гиф

на незначительном расстоянии от места прорастания. Это скопление гиф с образующимися на мицелии спорами формирует пустулы. Массовое развитие ржавчины обеспечивается за счет развития множества точек инфекции, образованных большим числом спор, попадающих на растения. У небольшого числа видов наблюдается диффузное поражение растений. Например, ржавчина на молочае пронизывает весь побег молочая от основания до верхушки. Мицелий зимует в корневищах и из года в год заражает новые, развивающиеся из них побеги. При этом изменяется строение побегов, листья отличаются от нормальных более широкой и короткой ножкой и большей толщиной. Отличия пораженных растений от нормальных при этом столь велики, что само растение раньше описывали как самостоятельный вид.

Массовое развитие ржавчины при местном поражении обуславливается еще одной особенностью этой группы грибов — интенсивностью спороношения. В одной пустуле развивается большое количество (до 1 млн.) спор. Споры грибов распространяются воздушными течениями на большие расстояния, сохраняя жизнеспособность, т. е. возможность заражать новые растения. Известны переносы спор возбудителей ржавчины с одного континента на другой, например возбудителя стеблевой ржавчины злаков из Африки в Австралию или возбудителя ржавчины кофейного дерева из Южной Америки в Африку. Одним из методов современных прогнозов проявления ржавчины на посевах зерновых культур служит учет

спор в воздухе, который производится с помощью специальных ловушек (чаще всего стекол, смазанных вазелином), устанавливаемых на самолетах.

Важной отличительной чертой представителей порядка ржавчинных является чередование в их жизненном цикле нескольких видов спороношений, а для некоторых видов — смена растений-хозяев в процессе развития.

В качестве типичного примера, характеризующего жизненный цикл ржавчинных грибов, можно рассмотреть возбудителя стеблевой ржавчины злаков — *Puccinia graminis*. Гриб паразитирует на растениях семейства злаковых, поражая около 200 видов. В конце апреля — начале мая на верхней стороне листьев барбариса можно заметить небольшие оранжевые пятна, из которых выделяются капли сладковатой жидкости. Это начало развития гриба — возбудителя стеблевой ржавчины злаков. Гифы, формирующиеся из проросшей на поверхности листа споры, вначале образуют клубок мицелия, который постепенно преобразуется в бутылковидные структуры, погруженные в ткань листа. На вершине этих структур, называемых спермогониями или пикнидами, имеется отверстие. Дно и боковые стенки спермогониев выстланы мицелием, а в полости развиваются специальные удлинённые клетки, на вершинах которых образуются мелкие одноклеточные и одноядерные споры — спермадии или пикноспоры (рис. 241). После полного созревания спор из отверстий спермогониев выделяется сладковатая жидкость, привлекающая насекомых. Мицелий, из которого образуются спермогонии, одноядерный. Каждая пикноспора относится к одному полу. Для продолжения жизненного цикла необходимо объединение в одних и тех же гифах ядер различного полового знака. Объединение гиф происходит в закладывающихся на нижней стороне листьев эцидиях. Они вначале разделяются на две части — обращенную к нижней стороне листа (эпидермису) — стерильную, состоящую из крупных стерильных клеток, и другую, расположенную в глубине ткани листа, — плодущую, которая состоит из более мелких, наполненных цитоплазмой клеток. Здесь образуются группы двуядерных клеток. Они формируются при слиянии одноядерных клеток в образующих палисадный слой так называемых базальных клетках эцидия. Последние отшнуровывают цепочки двуядерных эцидиоспор, называемых весенними спорами. Такое возникновение двуядерных клеток свойственно данному виду ржавчинников. У других видов объединение одноядерных мицелиев может происходить на поверхности листьев, на которых располагаются спермогонии, путем подрастания кончиков гиф двух проросших пикноспор друг к другу и последующего их слияния, посредством вставания

проросшей пикноспоры в полость спермогонии противоположного полового знака и т. д.

Во всех случаях образующийся двуядерный мицелий состоит из клеток, содержащих два неслившихся ядра, которые при нарастании мицелия делятся синхронно. Сформированный таким образом мицелий, образующий эцидиоспороношение, называется дикариотическим (двуядерным). Между отдельными клетками эцидиоспор располагаются более мелкие также двуядерные клетки, называемые промежуточными, которые разрушаются после отделения споры. Краевые базальные клетки эцидия образуют вокруг базального слоя оболочку, состоящую из плотно сросшихся клеток с утолщенной клеточной стенкой. Этот слой клеток называется перидием. Под действием слоя эцидиоспор, формирующегося в эцидии, перидий разрывается и через разрыв эпидермиса из эцидия, напоминающего по форме корзиночку, наполненную ярко-оранжевыми спорами (рис. 241), выпадают эцидиоспоры.

Для дальнейшего развития эцидиоспоры должны попасть на злаки. На листьях злаков поздней весной или в начале лета споры прорастают, проникают посредством ростковой трубки через устьица в глубь ткани листа, образуя мицелий. Мицелий распространяется по межклетникам, на нем развиваются гаустории, внедряющиеся в клетки. В дальнейшем под эпидермисом образуется плоское сплетение гиф, на котором формируются овальные двуядерные оранжевые споры — уредоспоры, или летние споры. Мицелий и уредоспоры образуют уредопустулы. После разрыва эпидермиса уредоспоры отрываются от бесцветных ножек, на которых располагается по одной споре, и воздушными течениями переносятся на другие злаки. В течение лета посредством перезаражения одна пустула может дать до 5—6 поколений спор. Массовое проявление ржавчины на злаках обеспечивается развитием уредоспороношений. Как указывалось, распространение ржавчины на большие расстояния в сочетании с благоприятными условиями среды служит причиной снижения урожая важнейших сельскохозяйственных культур — пшеницы, ржи, ячменя, овса.

К концу лета на месте уредоспор в тех же пустулах образуются двухклеточные с толстой темной оболочкой телейтоспоры, или зимние споры гриба (табл. 42). У возбудителя стеблевой ржавчины они расположены на ножках и прорывают эпидермис. Каждая клетка телейтоспоры имеет два неслившихся ядра. Телейтопустулы зимуют на стерне злаков, оставаясь жизнеспособными в течение зимы под снегом. Весной два ядра в клетках споры сливаются. При этом образуется диплоидное ядро. Слияние ядер (половой процесс) осуществляется до прорастания телейтоспор. Затем диплоидное ядро делится дважды, образуя 4 ядра с единичным набором хро-

мосом (гаплоидные ядра). Каждая клетка телейтоспоры прорастает бесцветной вытянутой клеткой, разделенной на 4 части, — так называемой базидией. Из клеток базидии образуются утоньшающиеся к концу выросты — стеригмы. На кончиках стеригм формируются круглые бесцветные базидиоспоры, которые содержат по одному гаплоидному ядру. Ранней весной после завершения полового процесса сформировавшиеся базидиоспоры попадают на листья барбариса и образуют, как указывалось выше, спермогонии.

Таким образом, полный жизненный цикл возбудителя стеблевой ржавчины складывается из 5 следующих друг за другом спороношений: 1) спермогонии (пикниды) со спермациями (пикноспорами); 2) эцидии с эцидиоспорами (на растениях барбариса); 3) уредоспороношения с уредоспорами; 4) телейтостадия с телейтоспорами; 5) базидии с базидиоспорами (на злаках). В последние годы в литературе часто встречаются несколько измененные названия указанных спороношений ржавчинных грибов: пикниды и пикноспоры называют соответственно пикниями и пикниоспорами; эцидии и эцидиоспоры — эциями и эциоспорами; уредоспороношение и уредоспоры — урединиями и урединиоспорами; телейтоспороношение и телейтоспоры называют телиями и телиоспорами. Однако в отечественных учебниках и определителях остаются классические для русских работ наименования спороношений.

Виды ржавчинных грибов, обладающие всеми указанными типами спороношений, относят к формам с полным циклом развития. В определителях ржавчинных грибов спермогонии обозначают индексом 0, эцидии — римской цифрой I, уредоспороношение — II, телейтостацию — III, базидиостацию — IV. Гриб *Puccinia graminis*, имеющий все виды спороношений — 0, I, II, III, IV, относят к полным формам. У многих ржавчинных грибов некоторые типы спороношений отсутствуют. Эти виды считают неполными формами. Возбудитель стеблевой ржавчины злаков развивается на растениях двух различных семейств. Подобные виды относятся к разнохозяйным формам ржавчинников. Многие грибы этой группы весь цикл развития проходят на одном растении-хозяине. Их называют однохозяйными (однохозяйственными) видами. Таким образом, *P. graminis* относится к полным, разнохозяйным видам ржавчинных грибов.

Важной особенностью ржавчинных грибов является специализация — способность паразитировать на определенных группах растений-хозяев. Вид *P. graminis*, например, состоит из отдельных специализированных форм (*formae specialis*), паразитирующих на определенных родах растений семейства злаковых. Известны формы, приуроченные к пшенице (*P. gra-*

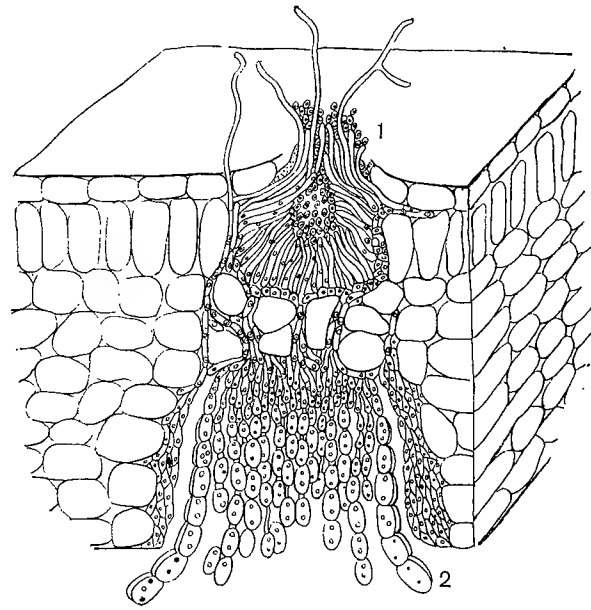


Рис. 241. Пикниды (1) и эцидии (2) возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Срез через лист барбариса.

minis f. sp. tritici — стеблевая ржавчина пшеницы), ржи (P. graminis f. sp. secalis — стеблевая ржавчина ржи), овсу (P. graminis f. sp. avenae — ржавчина овса), а также специализированные формы, паразитирующие в основном на некоторых видах диких злаков — пырее, мятлика и др.

Специализированные формы, в свою очередь, подразделяются на физиологические расы, различающиеся по поражению отдельных сортов одного рода растения-хозяина. Так, у возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы известно около 300 рас. В настоящее время выяснено, что сорта пшеницы и других видов культурных злаков различаются по отдельным генам устойчивости к ржавчине, а физиологические расы характеризуются определенным сочетанием генов вирулентности. Ежегодное определение расового состава в зерновых районах, таким образом, позволяет проводить планомерную работу по селекции сортов растений, устойчивых к расам, распространенным в тех или иных районах, или к расам, которые могут быть принесены воздушными течениями из других регионов. В нашей стране широко распространение получили сорта пшеницы Аврора, Кавказ, Безостая—1, устойчивые к определенным расам стеблевой ржавчины. Новые расы ржавчинных грибов могут возникать в природе постоянно за счет мутаций и проявления новых сочетаний генов вирулентности (новых рас) при половом процессе, протекающем, как указывалось, у стеблевой ржавчины на барбарисе. Поэтому одним из способов борьбы с ржавчиной на культивируемых растениях служит недопущение посевов промежуточных растений-хозяев (для стеблевой ржавчины — барбариса) и посевов культур, на которых развивается уредостадия грибов (зерновые культуры).

Основной способ борьбы с ржавчиной — выведение сортов, устойчивых к возбудителям. Агротехнические мероприятия, ограничивающие инфекцию, состоят в улучшенном содержании посевов, знании сроков появления ржавчины, регулировании сроков сева таким образом, чтобы уредоспоры, попадающие на растение, могли дать меньше поколений в течение сезона. Химический способ борьбы (обработка растений ядохимикатами) выгоден только для многолетних культур или для уничтожения ржавчины на селекционных участках, на которых выращивают особо ценный в генетическом отношении материал.

Ареалы ржавчинных грибов связаны с распространением поражаемых ими растений. В своем развитии ржавчинники прошли довольно длительный путь совместной эволюции с питающими их растениями. П. М. Жуковский, развивая взгляды Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений, создал теорию сопряженной эволюции паразита и растения-хозяина. По этой теории в центрах происхождения растений наблюдается наряду с разнообра-

зием хозяев разнообразие форм паразитов. На примере ржавчинных грибов теория нашла свое подтверждение. В центрах происхождения растений выявлено большое число рас ржавчинников.

Порядок Uredinales объединяет свыше 4000 видов. Их систематика основывается на строении телейтоспор. Телейтоспоры, как указывалось выше, — место прохождения полового процесса в жизненном цикле ржавчинных грибов. Они известны как у полных, так и у неполных форм. Этот тип спороношения отличается большим разнообразием в строении. Телейтоспоры могут располагаться на ножках или быть без них, могут развиваться отдельно друг от друга или в слизистых скоплениях, могут срастаться боковыми сторонами, объединяться в колонии и т. д. У разных видов они различаются по цвету (от почти бесцветных до темно-коричневых), размерам, форме, характеру поверхности оболочки и т. п. Во всех случаях телейтоспоры служат зимующей стадией гриба, т. е. обеспечивают выживаемость вида.

Порядок ржавчинных грибов делят на два семейства — *мелампсоровые* (Melampsoraceae) и *пукциниевые* (Pucciniaceae).

СЕМЕЙСТВО МЕЛАМПСОРОВЫЕ (MELAMPSORACEAE)

В семействе мелампсоровых телейтоспоры без ножек, часто соединены в корочки, подушечки или колонки, развивающиеся внутри клеток эпидермиса или под ним. Сюда относятся большей частью разнодомные виды. Эцидии с перидием развиваются на хвойных, иногда эцидии лишены перидия, в этом случае они развиваются как на хвойных, так и на покрытосеменных растениях.

К роду *мелампсора* (Melampsora) относятся грибы, у которых телейтоспоры, сросшиеся боковыми стенками, образуют под эпидермисом растений плотные корочки. Эцидиальное спороношение — в виде подушечек, не прикрытых эпидермисом. Между цепочками эцидиоспор нет бесцветных разделяющих нитей — *парафиз*. Уредоспоры одноклеточные, на ножках, между ними обычно имеются парафизы. Грибы рода мелампсора могут быть однохозяинными и разнохозяинными. Наиболее часто они паразитируют на деревьях лесных пород.

Ржавчина льна (возбудитель M. lini) причиняет большой ущерб. Этот гриб относится к полным, однохозяинным видам ржавчинников, т. е. все типы его спороношений развиваются последовательно на растениях льна. Интенсивное проявление болезни отмечается обычно в июле, когда на листьях и стеблях льна появляются в массе порошащие подушечки оранжевых уредоспор. Вначале они прикрыты эпидермисом, который за-

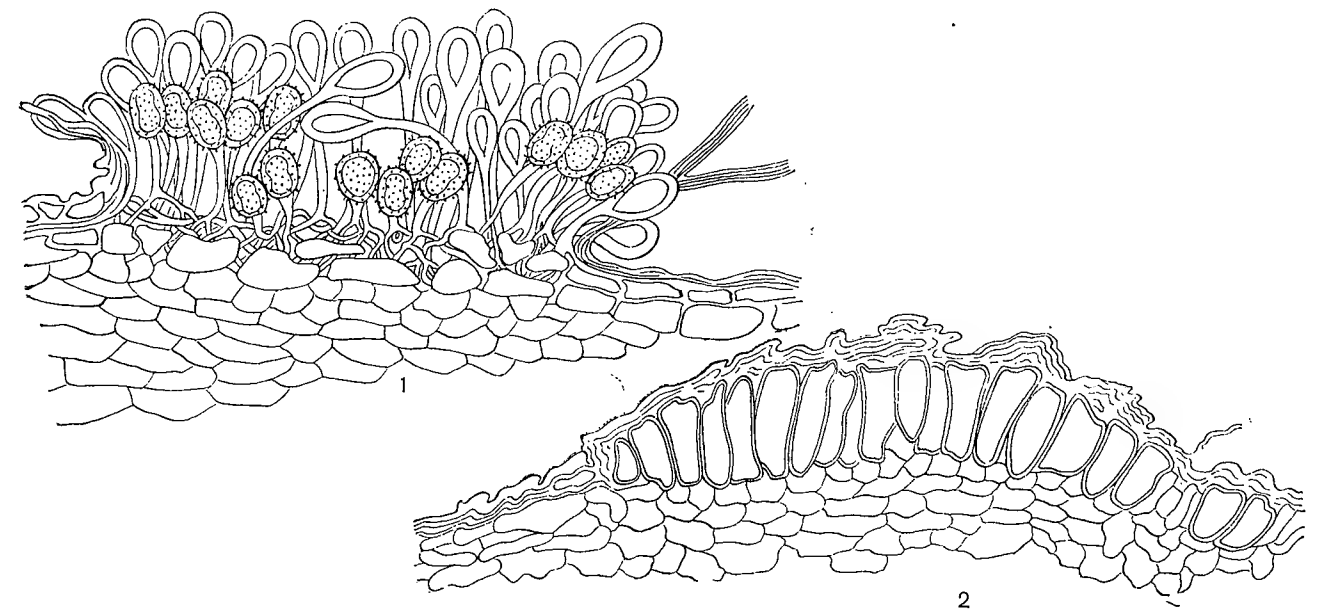


Рис. 242. Мелампсора (Melampsora lini) на льне: 1 — уредоспоры; 2 — телейтоспоры.

тем разрушается, вследствие чего уредоспоры получают возможность рассеиваться ветром и заражать новые растения льна. Уредоспоры яйцевидной формы, их оболочка покрыта шипами. В пустулах между отдельными спорами развиваются удлиненные, расширенные к концу в виде головки парафизы. Уредоспороношение развивается обычно на листьях или верхних частях стеблей. Постепенно на месте уредоспор появляются черные продолговатые пятна, покрывающие растение в виде корочек, — это телейтоспороношение гриба (рис. 242). Поражая стебли, гриб снижает качество волокна растений льна. Возбудитель зимует на послеуборочных остатках в поле. Иногда болезнь может передаваться с семенным материалом, где гриб находится в виде механических примесей — частиц растений с телейтоспорами. Весной на молодых растениях развиваются весенние споры — эцидиоспоры, которые вначале трудно обнаружить в поле, поскольку они появляются на единичных растениях. К июлю начинается массовое появление уредоспор.

Ржавчина поражает лен сильнее при влажной погоде и умеренной температуре воздуха (16—22 °C). У возбудителя обнаружены четыре специализированные формы, паразитирующие на различных видах льна. Специализированные формы, в свою очередь, состоят из физиологических рас. У льна существуют отдельные сорта, устойчивые к одним расам и восприимчивые к другим. Борьба с ржавчиной льна — выведение устойчивых сортов. Большое значение имеют агротехнические мероприятия, ограничивающие инфекцию, — уничтожение растительных послеуборочных ос-

татков, опрыскивание растений химическими препаратами.

Ржавчину сосны, или сосновый вертун, вызывает разнохозяинный возбудитель болезни молодых побегов сосен Melampsora pinitorqua. Обычно на побегах сосны весной появляются удлиненные оранжевые подушечки эцидиев, выступающие из-под разорванного эпидермиса побега растения. Пораженный побег прекращает рост и погибает вниз, а его верхушка продолжает расти вверх. Таким образом развиваются изгибы, искривления стволов сосен, которые обусловили название болезни. При ежегодном поражении сосны «вертуном» деревья принимают форму куста. Мицелий гриба может зимовать в побегах сосны (табл. 42).

Уредо- и телейтостадии гриба развиваются на листьях осины. Уредоспоры шаровидные или эллиптической формы, покрытые на поверхности шипиками. Телейтоспоры типичны для рода мелампсора (рис. 242). Они прорастают в начале весны и отделяют базидиоспоры, которые воздушными течениями переносятся на веточки сосны и обеспечивают развитие эцидиальной стадии, т. е. начало заболевания сосны «вертуном». После попадания спор на побег сосны, через 8—10 дней, появляются эцидии. Это происходит обычно в конце июня. Гриб поражает 10 видов сосен. Два вида сосен — крымская и Банка — устойчивы к болезни. Наиболее часто промежуточным хозяином гриба служит осина. Поэтому одним из мероприятий, ограничивающих развитие болезни, является недопустимость совместного произрастания различных видов осин и сосны. Для борьбы с вер-

туном» иногда применяют опрыскивание посадок сосны химическими препаратами.

Большая часть видов рода мелампсора паразитирует на лесных породах, причиняя им большой вред. При этом чаще всего поражаются растения из семейства ивовых. Гриб *M. allii-populina* развивает телеитоспоры на нижних листьях тополей, а эцидии — на видах лука. В уредо- и телеитостадии на ивовых встречается много других грибов рода мелампсора, эцидии которых развиваются на лиственницах, чистотеле, смородине, крыжовнике, бересклете, пихте и других растениях.

В роде *мелампсориум* (*Melampsorium*) наи-

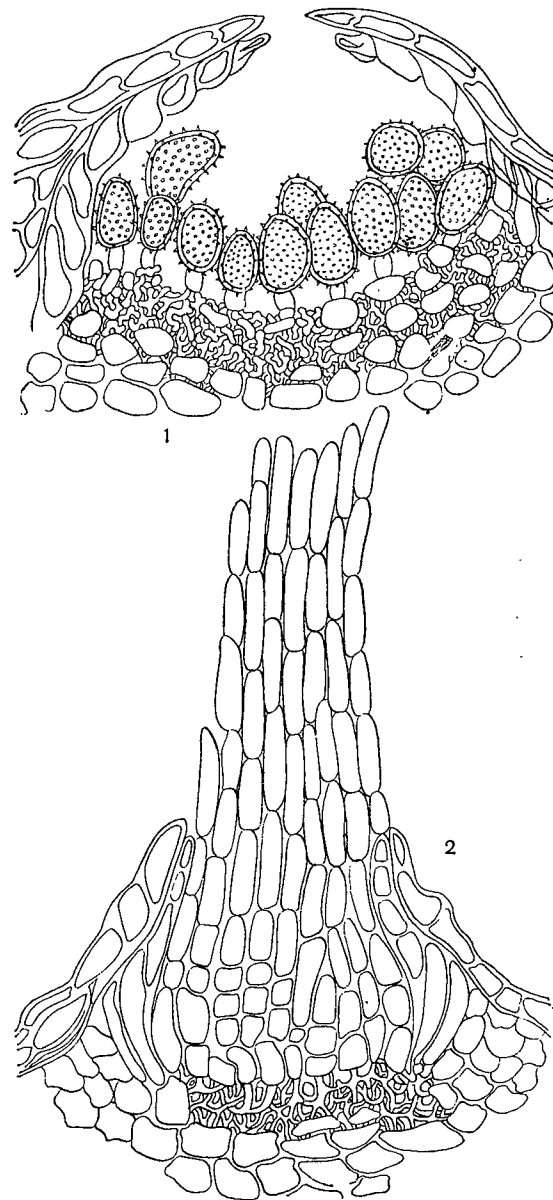


Рис. 243. Кронарциум (*Cronartium ribicola*) на смородине: 1 — уредоспоры; 2 — телеитоспоры.

более известен *M. betulae*, развивающийся на березе. Эцидии гриба напоминают описанные для *Russinia graminis*. Уредоспоры на ножках несросшиеся, а все уредоспороношение прикрито сверху слоем клеток — перидием. Телеитоспоры образуют корочку под эпидермисом. Гриб встречается на березах очень часто.

Представители рода *кронарциум* (*Cronartium*) характеризуются одноклеточными, не имеющими ножек телеитоспорами, склеенными в длинные роговидные столбики, поднимающиеся из-под разорванного эпидермиса листа (рис. 243). Телеитоспоры прорастают сразу же после созревания осенью, т. е. не зимуют. Эцидии имеют вид белых неравномерно разорванных пузырей.

На ветвях различных видов наших сосен *Cronartium* вызывает болезнь под названием «пузырчатая ржавчина» или «рак-серянка». Эцидиоспоры располагаются в цепочках. Кучки уредоспор покрыты оболочкой — перидием. Перидий лопается после созревания уредоспор, и они рассеиваются воздушными течениями. Сами уредоспоры желтые, яйцевидные, располагающиеся по одной на ножке.

Столбчатую ржавчину смородины и крыжовника, пузырчатую ржавчину пятихвойных сосен вызывает возбудитель *C. ribicola*. В середине лета на нижней стороне листьев смородины и крыжовника появляются оранжевые подушечки, в которых находятся уредоспоры (рис. 243). На верхней стороне листьев против таких подушечек видны желтые пятна. Уредоспоры попадают на новые растения и вызывают у них такое же поражение. К концу лета на месте уредоспор развиваются мелкие, длиной до 2 мм, роговидносогнутые, желтовато-красноватые или буроватые, затем бледнеющие столбики, которые состоят из склеенных одиночных телеитоспор светло-бурого цвета (рис. 243). Телеитоспоры прорастают осенью во влажную погоду и заражают через ранки веточки веймутовой сосны и сибирской кедровой сосны. Через два года весной на сосне из-под коры выступают эцидии в виде выростов и желтоватых пузырьков. Отсюда название болезни — пузырчатая ржавчина. На месте поражения из трещин в коре сосны перед появлением эцидиев развиваются спорогонии с выступающими из них в сладковатой жидкости мелкими бесцветными сперматозоидами. Затем здесь же развиваются и эцидии. Эцидии образуются весной, а в середине лета эцидиоспоры поражают смородину и крыжовник.

В древесине хвойных грибоница многолетняя, а образование эцидиоспор происходит каждую весну в течение многих лет. Уредоспоры на смородине появляются в начале августа и дают несколько поколений с интервалом в 6—10 дней. Поэтому заболевание смородины к концу лета развивается очень интенсивно. Оно приводит к преждевременному опадению листьев, особенно

при влажной и теплой погоде во второй половине лета. Гриб имеет две специализированные формы, приуроченные к смородине и крыжовнику. Перекрестное заражение ржавчиной смородины крыжовника и наоборот не удается. Столбчатая ржавчина развивается часто там, где отсутствуют промежуточные хозяева гриба — сибирская кедровая и веймутова сосны. Поэтому предполагают, что уредоспоры гриба могут зимовать на опавших листьях. Для ограничения развития болезни необходимо своевременно уничтожать опавшую листву.

Из культурных сортов смородины сильнее всего поражается черная. К ржавчине устойчивы сорта черной смородины — Восьмая Дэвисона и Приморский чемпион, сорта красной смородины — Чулковская и норвежский Викинг.

Родина столбчатой ржавчины — Сибирь. В середине прошлого века она была завезена в Европу. В Западной Европе эта ржавчина широко распространена на пятихвойных соснах — кедровой и горной. В США и Канаде она представляет опасность для многих видов сосен — сахарной, канадской, веймутовой. Поражение ржавчиной сосен приводит к порче их древесины. В Северной Америке для ограничения развития столбчатой ржавчины на соснах сокращают площади, занятые промежуточным хозяином гриба — крыжовником и смородиной.

Меры борьбы с заболеванием заключаются в недопустимости совместных посадок указанных видов сосен, смородины и крыжовника, уничтожении листового опада смородины и крыжовника, обрезке и химическом обеззараживании пораженных участков на деревьях, выращивании устойчивых сортов, опрыскивании листьев смородины и крыжовника химикатами в период распространения уредоспор гриба.

В числе других болезней, вызываемых грибами из рода *Cronartium*, можно назвать пузырчатую ржавчину обыкновенной сосны. Возбудитель этой болезни — *C. asclepiadeum*. Уредо- и телеитоспоры этого гриба развиваются на пионах, ласточнике (*Cynanchus vincetoxicum*), мытнике (*Pedicularis*), бальзаминах и других растениях. Строение спор и типы поражения сходны с таковыми возбудителя ржавчины смородины и веймутовой сосны. На соснах часто развиваются эцидии *C. flaccidum*. Уредо- и телеитоспоры этого гриба паразитируют на различных видах лютика. Один представитель этого рода (*C. quercus*) поражает листья дуба.

Грибы рода *хризомикса* (*Chrysomyxa*) паразитируют на хвое или шишках ели в эцидиальной или телеитостадии. Сюда относятся разнодомные виды с эцидиями на хвое или шишках ели или так называемые микровиды, у которых известны только телеитоспоры на хвое. Эцидии имеют оболочку — перидий, уредоспоры не прикриты оболочкой и развиваются в цепочках. Телеито-

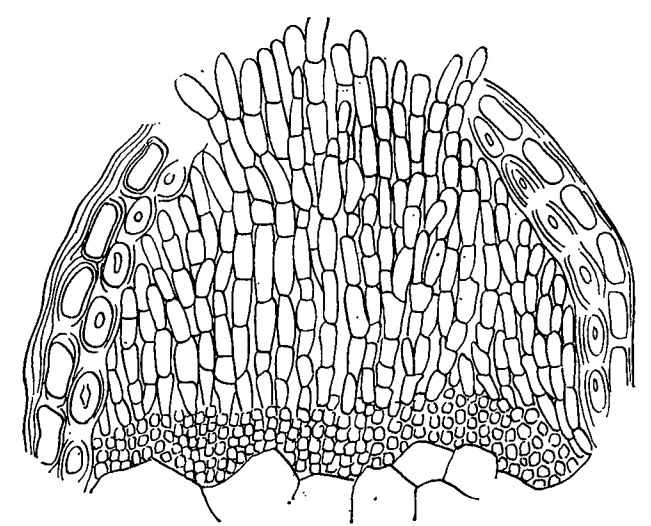


Рис. 244. Хризомикса (*Chrysomyxa abietis*) на ели. Телеитоспоры.

споры одноклеточные, соединены в вертикальные ряды, образуют в массе вертикальные красные пучки (рис. 244). Базидиоспоры бесцветные, мелкие, могут переноситься ветром на значительные расстояния.

На хвое ели паразитирует *Ch. abietis*. Грибница зимует в хвое и за лето образует одно поколение телеитоспор. Тут же развивается *Ch. deformans*, у которого грибоница пронизывает все растение. Гриб локализуется в почке, поэтому по мере распускания почек они сразу оказываются пораженными ржавчиной. Телеитоспоры образуют многоклеточные ветвящиеся нити. Все телеитоспороношение имеет вид оранжево-желтых, а иногда и красноватых пучков. На хвое ели образуются также эцидии гриба *Ch. ledi*, уредо- и телеитоспоры которого развиваются на багульнике.

К роду *колеоспориум* (*Coleosporium*) относятся в основном разнохозяинные виды с эцидиями на иглах ели различных видов, уредо- и телеитоспорами на лютиковых, норичниковых, колокольчиковых, сложноцветных. Пикниды имеют форму кубков, эцидии покрыты неравномерно растрескивающимися при созревании перидием. Уредоспороношение похоже на эцидии. Уредоспоры развиваются в цепочках. Телеитоспоры находятся в плоских распростертых пустулах, без ножек, с бесцветной, на вершине сильно утолщенной оболочкой (рис. 245). Телеитоспоры сначала одноклеточные, затем они делятся на 4 расположенные друг над другом клетки, из каждой такой клетки развивается базидиоспора, сидящая на удлиненном выросте — стеригме. Таким образом, каждая телеитоспора является и материнской клеткой базидии.

Ржавчина сосны и прострела (возбудитель *C. pulsatillae*) развивается на иглах сосны. Вна-

чале появляются кубковидные спермогонии, покрытые тонким светлым перидием. В них находятся очень мелкие бесцветные пикноспоры. Эцидии типичного для этого рода строения с ярко-оранжевыми эцидиоспорами. Уредоспоры появляются на нижней стороне листьев прострела, а на верхней стороне им соответствуют желтоватые пятна.

В течение лета гриб дает несколько поколений уредоспор. Уредоспоры развиваются в коротких цепочках, они овальные или округлые, оранжевого цвета. Телейтопустулы появляются к осени на нижней стороне листьев в виде мелких ярко-красных пустул, прикрытых эпидермисом. Вначале они одноклеточные, но в конце осени или ранней весной делятся на 4 клетки, превращаясь в базидию. Базидиоспоры осенью заражают побеги сосны, давая ростковые трубки в устьища. Мицелий гриба зимует в сосне и весной развивает пикниды и эцидии. Иногда, в условиях теплой зимы, могут зимовать и уредоспоры.

СЕМЕЙСТВО ПУКЦИНИЕВЫЕ (PUCCINIACEAE)

В семействе пукциниевых телейтоспоры на ножках, а если они отсутствуют, то телейтоспоры располагаются в цепочках или головках различной формы. Телейтоспоры могут быть одноклеточными или многоклеточными. Виды, относящиеся к этому семейству, бывают разнохозяйные или однохозяйные.

Род *пукцинния* (*Puccinia*) — самый крупный в порядке ржавчинных грибов: в нем около 1800 видов. Они могут быть однохозяйными и разнохо-

зяйными, с полным циклом развития или редуцированным (неполные формы). Паразитируют на растениях многих семейств, преимущественно на злаках, осоках, лилейных, зонтичных, сложноцветных. Эцидий у этого рода с перидием (рис. 241). Телейтоспоры двухклеточные, сидящие по одной на бесцветной ножке (табл. 42).

К роду пукцинния относятся важнейшие виды, вызывающие ржавчину зерновых культур. К ним принадлежит и описанная выше *стеблевая ржавчина* злаков (возбудитель *P. graminis*), а также следующие возбудители хлебных ржавчин.

Бурую (листовую) ржавчину пшеницы и ржи вызывают разнохозяйные ржавчинные грибы *P. recondita* f. sp. tritici и *P. recondita* f. sp. secalis. Они поражают листья всходов и взрослых растений пшеницы и ржи. Массовое развитие болезни наблюдается чаще всего летом, когда на листовых пластинках и влагалищах развиваются бурые, беспорядочно расположенные, прорывающие эпидермис пустулы. В них находятся округлые, реже овально-округлые, покрытые шипиками уредоспоры. Как и у всех видов хлебных ржавчин, уредоспоры дают за лето несколько поколений и способны вызвать массовое поражение пшеницы и ржи.

К осени на месте уредоспор развиваются зимние споры гриба (телеитоспоры). Они образуются в мелких, слегка продолговатых пустулах, прикрытых эпидермисом растения. Телейтоспоры располагаются в них на ножках. Они состоят из двух клеток темно-бурого цвета. Верхняя клетка телейтоспоры закруглена на вершине.

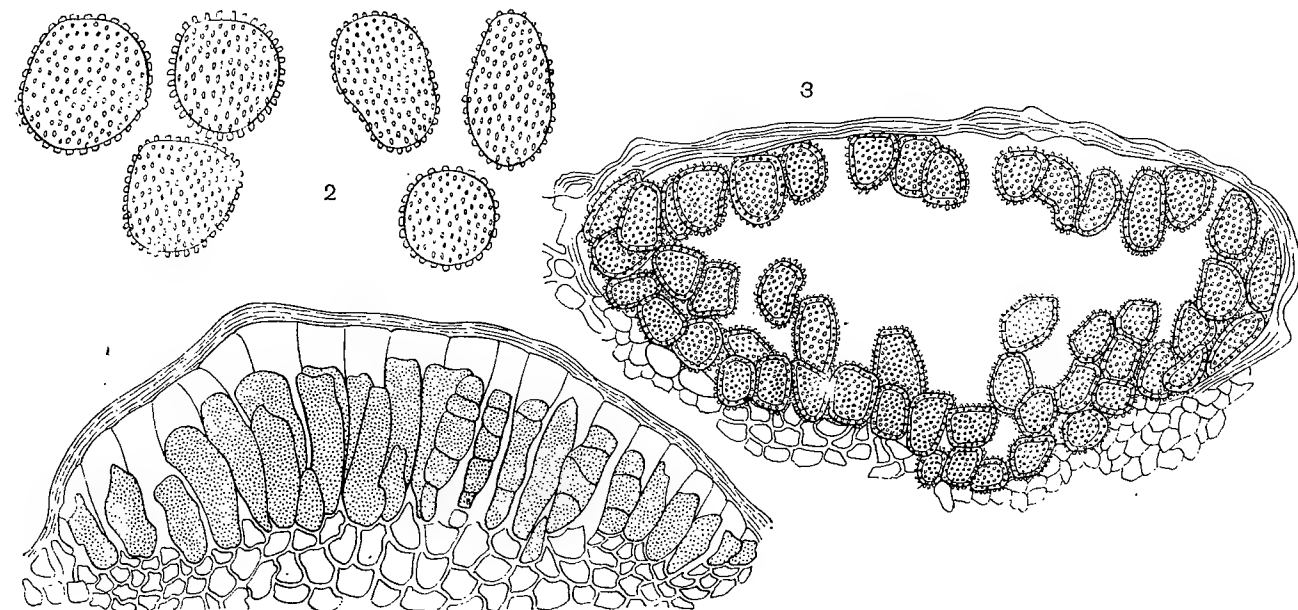


Рис. 245. Колеоспориум (*Coleosporium campanulae*) на колокольчике: 1 — телейтоспоры; 2 — уредоспоры; 3 — уредопустулы.

Спермогонии и эцидии грибов развиваются у бурой ржавчины ржи на сорных растениях из семейства бурачниковых — кривоцвете (*Anchusa arvensis*) и румянке лекарственной (*Anchusa officinalis*), у бурой ржавчины пшеницы — на василистнике (*Thalictrum*) и легице (*Isorugum*). Возбудители ржавчины во многих районах способны зимовать в стадии уредоспор или уредомицелия на озимых посевах или некоторых дикорастущих травах. В этом случае весной появляются на ржи и пшенице уредоспоры гриба, количество которых резко нарастает в течение лета, достигая максимума к моменту уборки урожая. Развитие болезни приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности листьев, что в конечном итоге снижает качество зерна и приводит к потере урожая.

Бурая ржавчина встречается во всех районах возделывания пшеницы и ржи. Бурая ржавчина пшеницы может поражать и другие злаки, например ячмень, козью пшеницу, пырей ползучий. Однако на этих растениях заболевание проявляется слабо, и они играют роль только дополнительных источников инфекции пшеницы. Возбудитель болезни существует в природе в виде большого числа физиологических рас, которые в разной степени поражают производственные посевы пшеницы в том или ином районе.

В качестве мер борьбы с болезнью в первую очередь нужны устойчивые к паразиту сорта. В нашей стране выведены и выращиваются сорта пшеницы, устойчивые к наиболее распространенным расам бурой ржавчины. Таковы сорта Аврора, Кавказ, Безостая-1.

Желтая ржавчина пшеницы (возбудитель *P. striiformis*) поражает листовые пластинки, влагалища и стебли, на которых образует лимонно-желтые, мелкие, расположенные продольными рядами пустулы с уредоспорами. Иногда гриб поражает колосковые чешуи, ости и даже семена. В отличие от других видов хлебных ржавчин уредопустулы здесь прикрыты эпидермисом. Уредоспоры шаровидные, оранжевые, покрытые мелкими шипиками. К осени на месте уредоспор образуются телейтопустулы, располагающиеся правильными параллельными рядами. Телейтоспоры удлинённые, булабовидные, часто неправильной формы, со скошенной, иногда притупленной верхушкой (рис. 246).

Промежуточный хозяин у этого вида неизвестен. Зимует ржавчина в виде уредоспор или грибицы, причем уредоспоры могут появляться и осенью на озимых посевах. Они способны прорасти при температуре 2—16 °С. Лучше всего растения пшеницы заражаются при пониженной в сравнении с другими видами ржавчин температуре — от 4 до 11 °С. При температуре выше 21 °С заражения растений не происходит и развитие болезни задерживается. Поэтому желтая ржавчина пшеницы лучше всего развивается весной и осенью, а также в местностях с относитель-

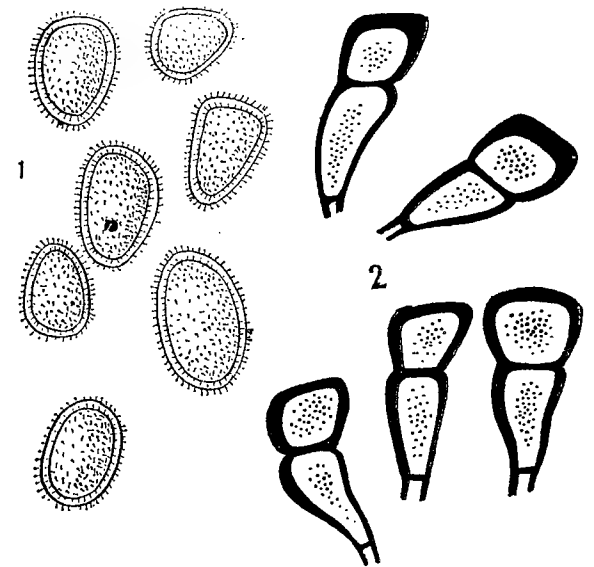


Рис. 246. Желтая ржавчина пшеницы (*Puccinia striiformis*): 1 — уредоспоры; 2 — телейтоспоры.

но прохладным климатом (предгорные районы Средней Азии и Закавказья). При благоприятных погодных условиях поражение растений желтой ржавчиной может иметь опустошительный характер: например, сильное развитие этой болезни в форме эпифитотии отмечалось во многих странах Европы в 1961 г.

Особенность желтой ржавчины — способность гриба продолжать свой рост на некотором расстоянии от места внедрения, т. е. развивать так называемый диффузный мицелий. Выявлено, что мицелий паразита может расти на 2,5—2,9 мм в сутки.

Гриб может поражать 23 вида растений из семейства злаков. Из культурных видов он поражает ячмень, рожь и пшеницу, а также ряд дикорастущих злаковых трав — пырей, колосняк и др. Однако желтая ржавчина пшеницы относится к специализированной форме, которая паразитирует только на пшенице. Желтая ржавчина характеризуется большой вредоносностью и в значительной степени снижает урожай пшеницы. Источниками заражения растений могут быть перезимовавшие уредоспоры, а также семена растений, у которых уредоспоры могут находиться на внутренней поверхности цветковых чешуй.

Борьба с болезнью в первую очередь заключается в выращивании устойчивых к ржавчине сортов. Указанные при описании бурой ржавчины сорта пшеницы (см. с. 355) — также относительно устойчивы и к желтой ржавчине. Кроме того, для ограничения болезни имеют значение правильные агротехнические приемы выращивания растений, а также протравливание семян от уредоспор желтой ржавчины.

Корончатая ржавчина овса (возбудитель *P. coronifera*) образует уредопустулы во второй половине лета, обычно после колошения или к моменту налива зерна на верхней стороне листьев овса. Уредопустулы — продолговатые или округлые подушечки ярко-оранжевого цвета. Уредоспоры в них вначале прикрыты эпидермисом, который затем разрывается и споры имеют возможность рассеиваться. Уредоспоры ярко-желтые, шаровидные, покрытые шипиками. По краям в уредопустулах находятся булавовидные нити — парафизы. Споры, попавшие на новые растения, прорастают в каплях росы и посредством ростковой трубки внедряются через устьица в ткани растения-хозяина. Проявление симптомов заболевания наблюдается приблизительно через две недели после заражения.

К осени вокруг подушечек летних спор и чаще всего на нижней стороне листьев образуются телейтопустулы гриба в виде черных, прикрытых эпидермисом колец. Внутри пустул находятся телейтоспоры гриба и парафизы. Телейтоспоры ржавчины имеют своеобразную форму. Они состоят из двух клеток с темной оболочкой, сидят на бесцветной ножке. Верхняя клетка телейтоспоры снабжена выростами в виде рожков или коронки, отсюда название болезни — корончатая ржавчина. Телейтоспоры зимуют на послеуборочных остатках растений, а весной прорастают базидией, так же как у стеблевой ржавчины.

Базидиоспоры заражают промежуточного хозяина — крушину слабительную (*Rhamnus cathartica*), затем на ее листьях развиваются пикниды (с верхней стороны), а потом эцидии (с нижней). Эти спороношения ничем не отличаются от подобных на барбарисе у возбудителя стеблевой ржавчины. *Russinia coronifera* в стадии уредоспор поражает в основном овес, кроме того, может паразитировать на пырее, лисохвосте, вейнике, кострах, еже и других злаках.

Кроме крушины слабительной промежуточными хозяевами гриба могут быть крушины даурская, уссурийская, Палласа и диамантская.

В наших лесах всюду вместе с крушиной слабительной встречается другой вид крушины — крушина ломкая (*R. frangula*). На ней также развиваются эцидии, внешне не отличающиеся от эцидиев на крушине слабительной. Однако эцидиоспоры с крушины ломкой овес не поражают. Они опасны только для некоторых луговых трав — овсяницы, ежи сборной, вейника, полевицы, бухарника и др. На них они вызывают ржавчину, которую тоже называют корончатой. Но гриб — ее возбудитель относят к другому виду — *Russinia coronata*. Обе корончатые ржавчины распадаются на ряд специализированных форм в зависимости от питающих растений.

Вред, причиняемый овсу корончатой ржавчиной, бывает значительным. Гриб вызывает преждевременное усыхание листьев, что приводит

к неполному наливу зерна и, следовательно, к снижению урожая.

Крушина слабительная — один из главных источников заражения овса корончатой ржавчиной. Показано, что по мере удаления посевов овса от зарослей крушины поражение ржавчиной уменьшается. В СССР издано специальное постановление об искоренении крушины слабительной и недопустимости посевов овса рядом с этим кустарником.

Считается, что у *P. coronifera* существует около 10 специализированных форм.

Необходима борьба с сорняками, особенно с овсягом. Целесообразны также посевы овса в более ранние сроки, введение севооборотов и, как и для всех видов ржавчин, выращивание устойчивых сортов. Устойчивы к корончатой ржавчине сорта овса Советский и Львовский 1026.

Карликовая ржавчина ячменя (возбудитель *P. anomala*) встречается только на ячмене. Уредоспоры гриба образуют на листьях и изредка на стеблях пустулы. В них развиваются перемешанные с парафизами шаровидные, желтые, покрытые шипиками с бурой оболочкой уредоспоры. Наибольшее развитие карликовой ржавчины отмечается в период молочно-восковой спелости зерна.

Телейтопустулы образуются в конце лета на нижней стороне листьев, прикрытые эпидермисом. Телейтоспоры этого вида отличаются по форме от телейтоспор других видов ржавчины. Они состоят из двух или одной клетки неправильной формы. У одноклеточных телейтоспор оболочка на вершине скошена.

Весеннее (эцидиальное) спороношение развивается на растении из семейства лилейных птицемлечнике (*Ornithogalum*). Гриб может зимовать на послеуборочных остатках, на самосеве ярового ячменя или на озимом ячмене в виде грибницы, давая весной новые поколения уредоспор. Первое массовое появление уредоспор на посевах отмечается в конце июля. За лето гриб дает несколько поколений уредоспор.

Карликовая ржавчина распространена во всех зонах возделывания ячменя и значительно вредит посевам этой культуры. Для ограничения болезни применяют те же мероприятия, что и для других видов ржавчин на хлебах.

Ржавчина кукурузы (возбудитель *P. maidis*) завезена в Европу из Америки в начале прошлого столетия и с тех пор встречается повсюду, где возделывают кукурузу. Наиболее часто она отмечается в Закавказье, на Черноморском побережье Кавказа, на Украине и в Закарпатье.

На листьях кукурузы с верхней и нижней стороны образуются мелкие, округлые, желтовато-коричневые или бурые пустулы, в которых развиваются уредоспоры гриба. Вначале они прикрыты эпидермисом, а затем вскрываются и получают возможность рассеиваться на соседние рас-

тения. Уредоспоры дают несколько поколений в сезон. К концу вегетации образуются телейтопустулы очень темного цвета, сливающиеся друг с другом и образующие на листьях продольные полосы.

Телейтоспоры похожи на споры стеблевой ржавчины. Они сохраняют жизнеспособность в течение зимы, а весной прорастают базидией с базидиоспорами. Последние заражают листья травянистого растения кислицы (*Oxalis*). Однако эцидии на кислице развиваются сравнительно редко. Главное значение в возобновлении инфекции на кукурузе имеют уредоспоры, которые могут зимовать, а затем переноситься ветром и заражать новые растения.

Ржавчина подсолнечника (возбудитель *P. helianthi*) относится к однохозяйным видам с полным циклом развития. Все стадии спороношения гриба развиваются только на подсолнечнике. В 60-х гг. прошлого века гриб был завезен из Америки в Европу, а затем в Россию.

Эцидии появляются весной на семядолях и первых настоящих листьях подсолнечника. В большом количестве их можно обнаружить на полях, вышедших из посевов предыдущего года или в местах его обмола. Эцидии чашевидные, похожие на эцидии стеблевой ржавчины.

Летом на подсолнечнике развивается уредостадия в виде ржаво-бурых подушечек, которые при сильном поражении могут чуть ли не сплошь покрывать молодые стебли и обе поверхности листьев. При этом листья засыхают, скручиваются и растение или прекращает рост, или погибает. Уредоспоры дают несколько поколений за сезон. Массовое распространение ржавчины, особенно в начале развития растений, губительно сказывается на урожае подсолнечника.

В середине июля на месте уредопустул развиваются телейтоспоры. Они темно-бурые, с перетяжкой в центре, расположены на длинной бесцветной ножке. Перезимовав, телейтоспоры прорастают базидией. Базидиоспоры затем образуют пикниды и эцидии.

Основным источником заражения являются остатки растений, оставшиеся после уборки, на которых находятся телейтоспоры гриба. Наиболее мощные первичные очаги инфекции поэтому наблюдаются в месте скопления таких остатков.

Советский ученый-селекционер В. С. Пустовойт, скрещивая различные виды подсолнечника, вывел устойчивые к ржавчине высокомасличные сорта.

Основным способом борьбы с ржавчиной подсолнечника, кроме выращивания устойчивых сортов, является уборка растительных остатков с телейтоспорами гриба.

Из других однохозяйных паразитов рода пукция, имеющих практическое значение, можно назвать следующие.

У ржавчины спаржи (возбудитель *P. asparagi*) эцидии появляются в начале лета в виде желтовато-беловатых подушечек, наполненных оранжевыми одноклеточными эцидиоспорами. Затем здесь же развиваются уредоспоры в коричневых уредопустулах. В августе на аспарагусе появляются черновато-бурые продолговатые выпуклые полосы, в которых находятся телейтоспоры гриба. При массовом развитии этой стадии листья быстро засыхают.

Ржавчина мяты (возбудитель *P. menthae*) вызывает обычную ржавчину на мяте и других растениях из семейства губоцветных, на которых развиваются все спороношения. Грибница паразита зимует в корнях.

Ржавчина лука (возбудитель *P. porri*) развивается на листьях и стеблях лука и чеснока, где последовательно наблюдаются все спороношения гриба. Телейтостадия появляется к концу лета на месте уредопустул в виде темных, прикрытых эпидермисом полос, в которых развиваются двухклеточные, а иногда и одноклеточные зимние споры.

Ржавчина мальвы (возбудитель *P. malvacearum*) была завезена в Европу из Америки. Болезнь протекает на культурных и дикорастущих видах мальвы. Обычно на нижней стороне листьев и черешках развиваются серовато-коричневые бархатистые подушечки телейтоспор. Это приводит к засыханию листьев.

Из разнохозяйных видов рода пукция можно назвать следующие.

У ржавчины ягодных кустарников (возбудитель *P. ribesii-caricis*) уредо- и телейтоспоры развиваются на различных видах осок, а эцидии — на крыжовнике и различных видах смородины. На последних ранней весной с верхней стороны листьев появляются спермогонии, а во второй половине мая с нижней стороны листьев — эцидии. Позднее эцидии развиваются на других частях растений, в том числе и на ягодах.

Ржавчина развивается сильнее, если указанные кустарники выращивают в пониженных или влажных местах. Это связано с более тесным контактом гриба с его промежуточным растением-хозяином — осоками, произрастающими в этих условиях. Вред от ржавчины заключается в преждевременном опадении листьев. Особенную опасность представляет поражение завязей цветков. Прорастание телейтоспор на осоках часто совпадает с периодом цветения смородины. При благоприятных погодных условиях базидиоспоры часто попадают на завязь, что приводит к недоразвитию ягод.

Ржавчина поражает все виды смородины. В нашей стране выращивают устойчивые к болезни сорта, например Чулковскую, Файю плодородную, Голдуин. Меры борьбы заключаются в правильной агротехнике, своевременной уборке

опавших листьев, культивировании устойчивых сортов. Иногда применяют опрыскивание растений химическими препаратами.

Ржавчина ревеня (возбудитель *P. phragmitis*) в стадии спермогониев и эцидиев развивается на листьях ревеня и щавеля. Уредо- и телейтоспоры гриба паразитируют на тростнике.

К роду *уромицес* (*Uromyces*) относится около 550 видов грибов. Телейтоспоры их, в отличие от таковых ржавчинных грибов многих других родов, одноклеточные, на ножках. При отделении из пустул спора освобождается вместе с ножкой. Телейтоспороношение образует бархатистые темные подушечки на пораженных органах растений. Уредоспоры ржаво-бурые, типичного для ржавчинников строения, на ножках. Оболочка уредоспор покрыта шипиками.

Представители рода *уромицес* могут быть однохозяйными и разнохозяйными паразитами. Сюда относят грибы как с полным, так и с неполным циклом развития. Они паразитируют чаще всего на растениях из семейств бобовых и молочайных.

У ржавчины гороха и чины (возбудитель *U. pisi*) уредоспороношение появляется в середине лета (на листьях и стеблях гороха, чины и мышиного горошка). Пустулы в виде ржавых порошащихся подушечек, выступающих из-под разорванного эпидермиса. К концу лета они темнеют, так как в них развиваются зимние споры гриба (табл. 42). Гриб зимует в стадии телейтоспор на послеуборочных остатках растений, а весной базидиоспоры, возникшие при прорастании телейтоспор, заражают растения молочая. При этом в первый год на молочае нет эцидиев.

Мицелий гриба перезимовывает в корнях пораженного растения. Весной следующего года мицелий проникает в отрастающие стебли и вызывает их деформацию. Растения при этом принимают уродливый вид. Видоизмененные листья молочая оказываются сплошь покрытыми с нижней стороны эцидиями паразита, из которых выделяются оранжевые эцидиоспоры. Последние попадают на растения гороха или чины и вызывают их заражение — развиваются уредопустулы. Уредоспоры дают за лето несколько поколений. Таким образом, наличие в посевах гороха и чины сорняка молочая способствует поражению их ржавчиной.

Ржавчину гороха и чины вызывают две специализированные формы гриба, приуроченные к этим растениям. Перекрестное заражение формой гриба с гороха растений чины и наоборот не происходит. Сорты культурной чины могут заражаться также уредоспорами с дикорастущей клубненой чины.

Для борьбы со ржавчиной применяют опрыскивание растений коллоидной серой. Эффективна борьба с сорняками (молочае) и пра-

вильная своевременная обработка почвы с целью уничтожения остатков бобовых растений с базидио- и телейтоспорами гриба.

Ржавчина люцерны вызывает возбудитель *U. striatus*, относящийся к разнохозяйным видам. На люцерне большой вред приносят уредо- и телейтостадии гриба. Гриб поражает листья, прилистники, черешки, стебли, цветоножки, плоды, сильно деформируя растения. Эцидии развиваются так же, как у ржавчины гороха, на молочае.

Ржавчина люцерны может зимовать в стадии мицелия на послеуборочных остатках растений, особенно в южных районах, где зимой, кроме того, могут выживать и уредоспоры.

Этот вид отличают от других видов рода *уромицес* по телейтоспорам, покрытым извилистыми, продольными, тонкими бороздками.

Ржавчина клевера (возбудитель *U. trifolii*) характеризует уредоспороношение в виде ржаво-бурых, легко распыляющихся подушечек, появляющихся в конце июня — начале июля, главным образом на красном клевере. Подушечки обычно располагаются на нижней поверхности листьев и только при очень сильном развитии болезни могут перейти на верхнюю сторону. Позднее и до глубокой осени на них образуются телейтоспоры типичного для *уромицеса* строения.

Гриб однохозяйный. Однако развитие эцидиев наблюдается редко, и чаще всего он зимует в виде уредоспор или мицелия.

Род *гимноспорангиум* (*Gymnosporangium*) объединяет около 40 видов, в основном разнохозяйных. Эцидии развиваются обычно на яблонях и грушах, а телейтоспоры — на можжевельнике (табл. 42). Уредоспор нет. Телейтоспоры двухклеточные, на ножках. Внешне они похожи на телейтоспоры пукцингии, но отличаются от них тем, что располагаются на длинных бесцветных ножках. При этом все спороношение соединяется в длинный бесцветный пучок, выступающий из коры пораженных деревьев. Оболочка телейтоспор ослизняется, и они погружаются в слизистую массу.

Эцидии имеют форму выростов в виде конусов, вскрывающихся несколькими продольными трещинами. Эцидии такой формы называют *ростелием*.

У ржавчины яблони (возбудитель *G. tremelloides*) и **ржавчины груши** (возбудитель *G. sabinae*) телейтоспоры развиваются на можжевельнике. Поражение носит хронический характер, и поэтому можжевельник служит постоянным источником инфекции для яблони и груш. Эти плодовые растения играют роль промежуточного хозяина, так как они заражаются базидиоспорами с можжевельника.

Примерно в июле на верхней стороне листьев яблони и груш появляются округлые красно-

вато-оранжевые пятна с мелкими темными точками. Эти точки — спермогонии гриба. Позднее на нижней стороне листьев развиваются эцидии в виде продолговатых, конусовидных или сосковидных выростов, располагающихся группами (табл. 42). После созревания эцидии разрываются у яблонь звездообразными, у груш — продольными трещинами и из них выбрасываются эцидиоспоры.

В некоторые годы при сильном развитии ржавчины на груше поражаются не только листья, но и побеги и плоды. На целом дереве бывает трудно обнаружить неповрежденные листья. Такое заболевание приносит существенный вред: деревья не дают прироста, плоды недоразвиваются и опадают раньше времени.

Эцидиоспоры переносятся ветром на можжевельник. На обыкновенном можжевельнике происходит дальнейшее развитие ржавчины яблони, на казацком или южном — ржавчины груши. Эцидиоспоры, попав на хвою или веточки можжевельника, развивают грибницу, которая, разрастаясь в тканях растения, вызывает утолщение ветвей в месте заражения (табл. 42). Заражение эцидиоспорами происходит осенью, а весной на пораженных ветках появляются телейтоспоры типичного для рода *гимноспорангиум* строения.

В дождливую и теплую погоду телейтоспороношение гриба набухают, достигая высоты 1—2 см, затем подсыхают, и от них начинают отделяться базидиоспоры, заражающие другие яблони и груши.

Борьба со ржавчиной осуществляется прежде всего уничтожением зарослей можжевельника, соседствующих с садами, а также опрыскиванием садов химическими препаратами.

Из других менее важных в хозяйственном отношении грибов из рода *гимноспорангиум* можно назвать **ржавчину рябины** (возбудитель *G. juniperinum*), **ржавчину боярышника** (возбудитель *G. clavariiformae*). Эти виды развивают телейтоспоры на можжевельниках.

К роду *фрагмидиум* (*Phragmidium*) относятся однохозяйные ржавчинные грибы, паразитирующие на растениях из семейства розоцветных. Спермогонии на верхней стороне листьев похожи на плоские подушечки, прикрытые эпидермисом. На нижней стороне листьев развиваются эцидии, которые не имеют специального перидия, а с боков окружены многочисленными парафизами. Характерные для этого рода телейтоспоры многоклеточные (состоят из 3—22 клеток), цилиндрические, темно-бурые или черные, на бесцветных вздутых у основания ножках (рис. 247).

Ржавчина роз вызывается несколькими видами грибов из рода *фрагмидиум* — *Ph. disciflorum*, *Ph. tuberculatum*, *Ph. rosae-pimpinellifoliae*. Она встречается повсюду на культурных розах и дикорастущем шиповнике. Зимующая

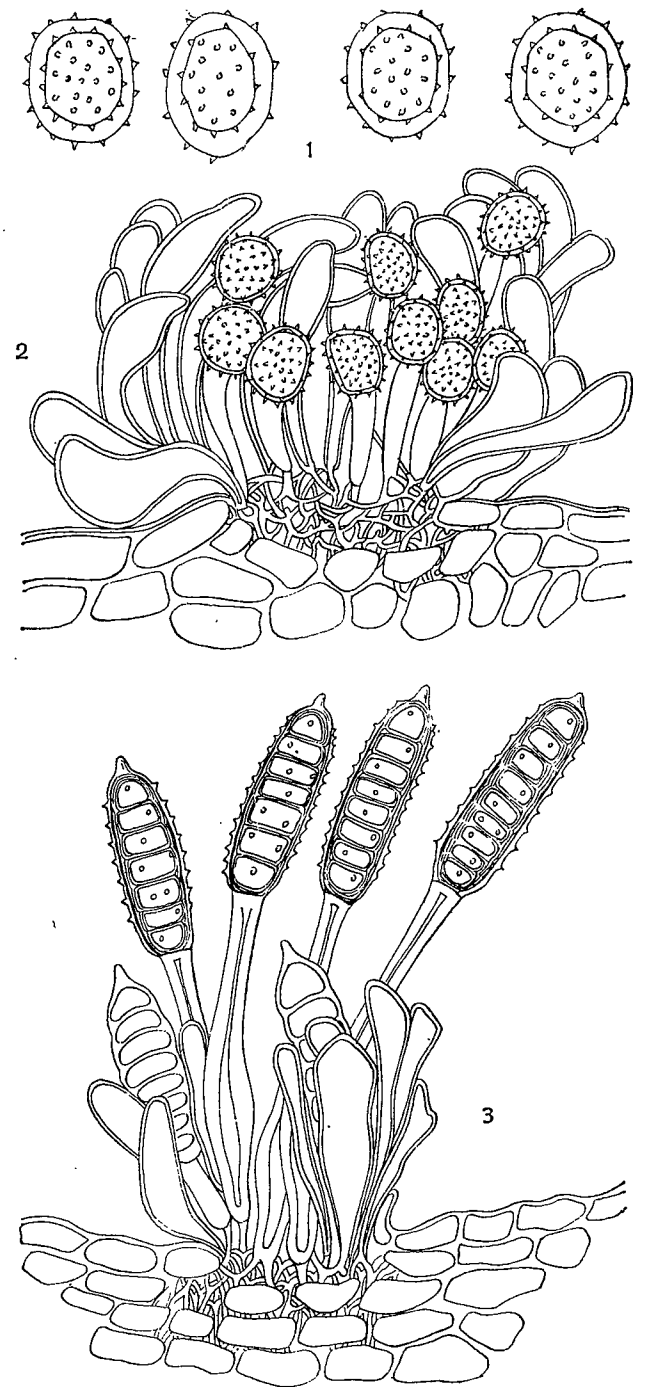


Рис. 247. Фрагмидиум (*Phragmidium rubi-idaei*) на малине: 1 — уредоспоры; 2 — уредоспороношение; 3 — телейтоспоры.

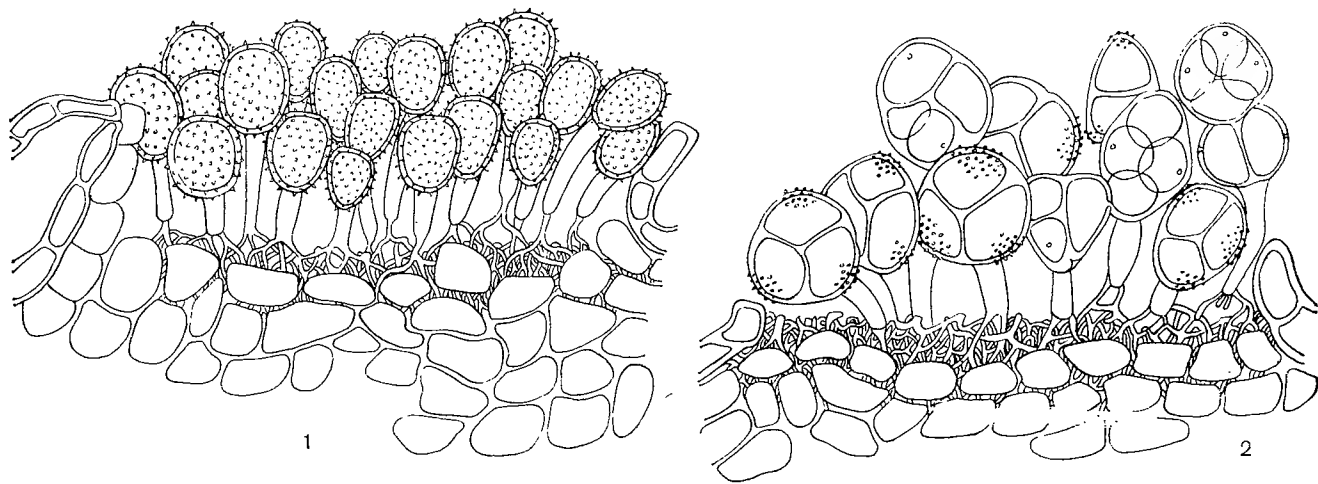


Рис. 248. Трифрагмиум (*Triphragmium ulmariae*) на таволге:
1 — уредоспоры; 2 — телейтоспоры.

грибница паразитов находится в тканях пораженных растений и весной образует на нижней стороне листьев выступающие округлые подушечки, состоящие из оранжевых эцидиоспор. На побегах, цветоножках и черешках роз развиваются крупные эцидии, которые вызывают искривления и утолщения пораженных органов.

При распыливании эцидиоспоры попадают на новые растения и образуют на них грибницу, на которой развиваются уредоспоры, по внешнему виду похожие на эцидиоспоры, но сидящие на ножках. Развитие уредоспор наблюдается в июле на нижней стороне листьев. При этом растения выглядят как бы покрытыми ржаво-булой пылью.

Через три недели начинают проявляться темные телейтопустулы гриба. Их небольшие округлые пятна образуют темный налет на нижней стороне листьев роз.

Заболевание ржавчиной вызывает усиленную транспирацию растений, а при сильном поражении — преждевременное усыхание и опадение листьев. Это приводит к ослаблению кустов роз в текущем году и в последующие годы, особенно на 2—3-й год жизни кустарника. Ржавчина причиняет большой вред культуре казанлыкской розы и другим промышленным сортам.

Зимует гриб в стадии телейтоспор на опавших листьях, которые при прорастании весной образуют базидиоспоры, поражающие новые растения. Кроме того, возбудитель может сохраняться в течение зимы в виде мицелия в пораженных побегах растений.

Для борьбы со ржавчиной необходимо полностью убирать опавшую листву с телейтоспорами гриба. Кроме того, часто применяют опрыскивание кустов и почвы около них до распускания почек раствором железного купороса,

а также проводят ряд опрыскиваний химикатами в течение сезона. К ржавчине устойчива роза красная (*Rosa gallica*).

Ржавчину малины вызывает узкоспециализированный паразит *Ph. rubi-idaei*, поражающий только малину, на которой развиваются все спороношения гриба. Эцидии развиваются на нижней стороне листьев в виде мелких светло-желтых бугорков. Если сделать срез через такой бугорок, можно увидеть округлые, покрытые шипиками эцидиоспоры оранжевого цвета. Они располагаются в цепочках и защищены с краев булавовидными бесцветными парафизами. Появляются эцидии обычно в конце мая. В середине и конце лета на нижней стороне листьев развиваются пустулы, состоящие из уредоспор, овальных или круглых по форме, оранжевого цвета, сидящих на ножках и окруженных парафизами. Среди них к осени появляются цилиндрические, темно-бурые, расположенные на бесцветных ножках телейтоспоры (рис. 247).

Листья малины осенью бывают сплошь покрыты темным налетом из телейтоспор. Весной следующего года они прорастают. Из каждой клетки телейтоспоры вырастает базидия с четырьмя базидиоспорами. Попадая на молодые листья малины, базидиоспора развивает на них мицелий, а на нем развиваются эцидии.

Развитие ржавчины приводит к преждевременному засыханию и опадению листвы. Борьба с болезнью состоит прежде всего в уборке и сжигании зараженных листьев.

Род *трифрагмиум* (*Triphragmium*) объединяет однохозяйные ржавчинные грибы, развивающие все спороношения на представителях семейства розоцветных. Характерный признак трифрагмиума — трехклеточные телейтоспоры.

Обычно две клетки располагаются сверху, а одна — снизу споры (рис. 248).

Ржавчина таволги (возбудитель *T. ulmariae*) образует на верхней стороне листьев весной округлые, плоские, желто-красные пикниды (спермогонии) гриба. Эцидии здесь не развиваются, а сразу появляются первичные уредопустулы (крупные, вытянутые, оранжевые выросты), располагающиеся вдоль жилок листьев или листовых почек. Уредопустулы вскоре вскрываются, и споры из них попадают на листья таволги, где на их нижней стороне развивается вторичное спороношение. Происходит это через месяц после появления первых уредоспор.

Телейтоспоры уплощены с боков. Три клетки споры, примерно одинаковых размеров, покрыты светло-коричневой оболочкой, иногда с бесцветными бугорками (рис. 248).

Паразитирует гриб на таволге ясенелистной и других видах этого рода. Встречается повсеместно.

К роду *охропсора* (*Ochropsora*) относится единственный широко распространенный вид — ржавчина рябины и ветреницы (возбудитель *O. sorbi*), которая в стадии эцидиоспор паразитирует на ветренице (*Anemone*) различных видов, а в стадии уредо- и телейтоспор — на рябине и иногда на груше (рис. 249). Спермогонии появляются в мае на верхней стороне листьев и их черешков в виде беловатых корочек, вздутых иногда в форме часового стекла. Затем на нижней стороне листьев образуются выросты эцидиев, имеющих бокальчатую форму и покрытых вначале белым перидием. Клетки перидия толстостенные. Эцидиоспоры имеют форму неправильных многоугольников с толстой оболочкой, содержимое эцидиоспор бесцветное.

Эцидиоспоры вначале появляются на нижних, прилегающих к земле листьях, а затем на верхних листьях и побегах ветрениц. Они заражают листья рябины, на которых с нижней стороны развиваются мелкие округлые порошащие пу-

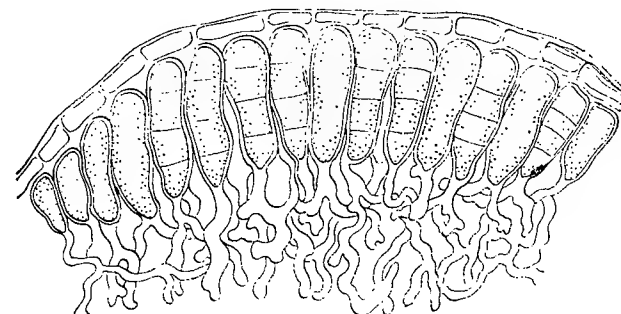


Рис. 249. Охропсора (*Ochropsora sorbi*) на рябине.

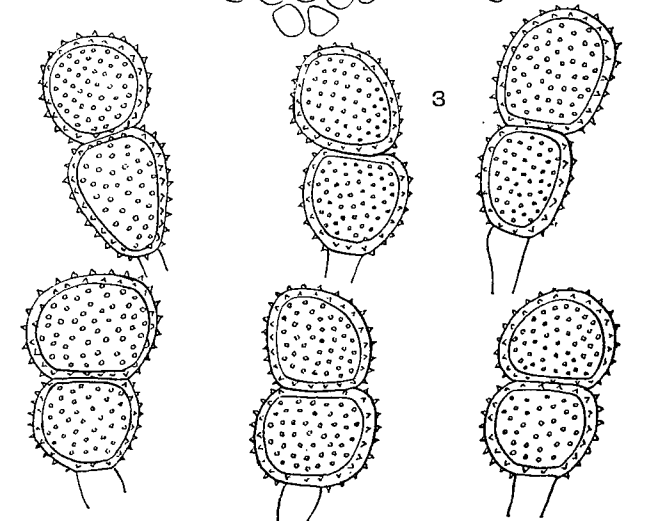
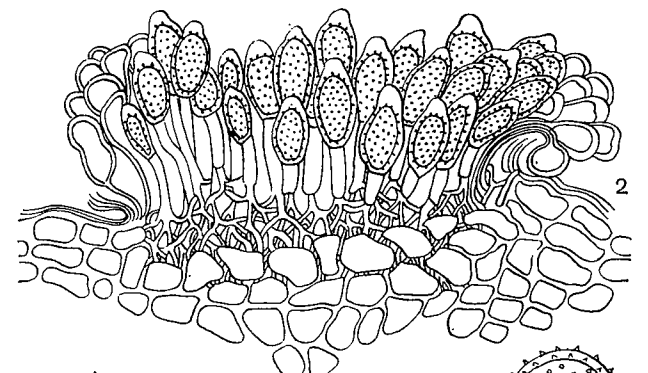
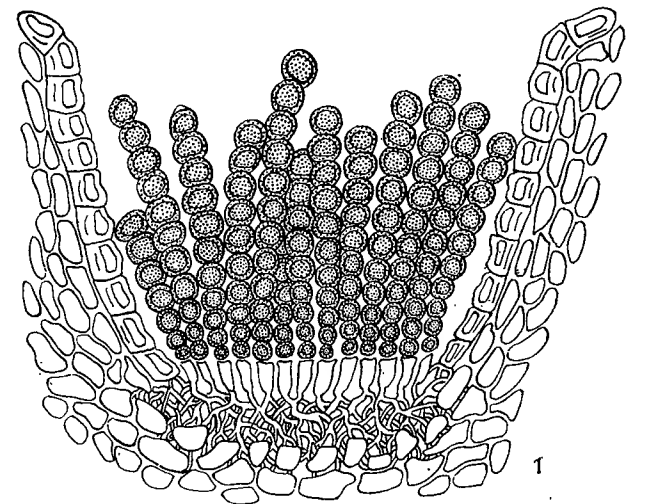


Рис. 250. Траншеллия (*Transchelia pruni-spinosae*):
1 — эцидиоспоры на ветренице; 2 — уредоспоры; 3 — телейтоспоры на сливе.

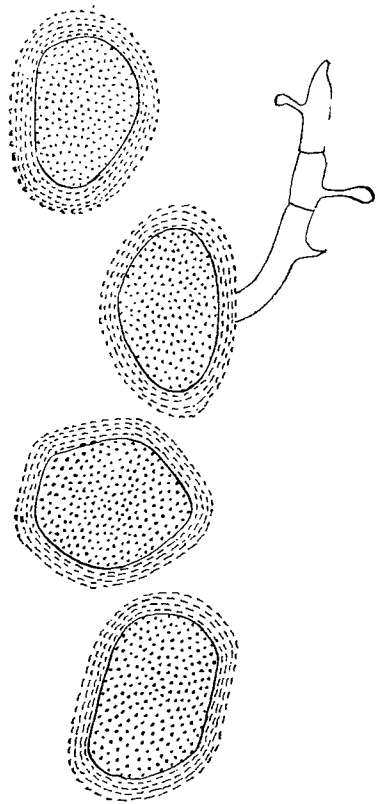


Рис. 251. Эндофиллум (*Endophyllum sempervivi*) на молодиле.
Прорастание спор.

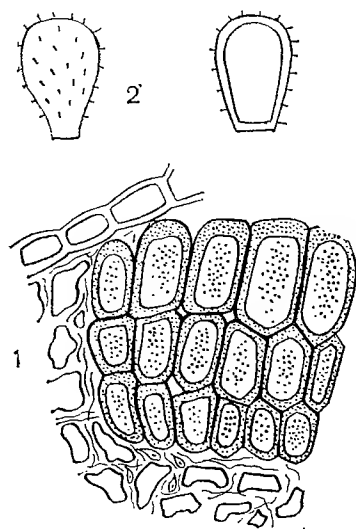


Рис. 252. Факопсора (*Phacopsora vitis*) на винограде:
1 — телейтоспоры; 2 — уредоспоры.

стулы. В них находится масса сероватых, иногда желтовато-беловатых уредоспор.

К концу лета на нижней стороне листьев рябины развиваются уредопустулы, вначале покрытые эпидермисом, а затем открытые. Пустулы округлой или продолговатой формы, плоские, красноватого цвета. Они развиваются на листьях небольшими группами. Внутри пустул находятся телейтоспоры, образующие слой тесно прилегающих, вначале одноклеточных, закругленных на вершине клеток. Перед прорастанием каждая телейтоспора делится на 4 клетки, из каждой такой клетки вырастает стеригма с базидиоспорой. Базидиоспоры весной заражают растения ветрениц. Гриб зимует в стадии телейтоспор на опавших листьях рябины. Ржавчина встречается в Европе, на Дальнем Востоке и в Японии.

Представители рода *гимнокония* (*Gymnosonia*) относятся к однохозяйным ржавчинным грибам. В цикле развития их отсутствует стадия уредоспор.

Оранжевая ржавчина малины (возбудитель *G. reskiana*) распространена на культурной и дикорастущей малине в США и Канаде. Все растения малины, пораженные грибом, имеют карликовый вид.

Род *траншеллия* (*Transchelia*) назван в честь известного русского миколога В. А. Траншелля. Для представителей этого рода характерны двухклеточные, с перетяжкой в центре, бурные, покрытые бородавочками телейтоспоры (рис. 250). Сюда относятся разнохозяйные виды.

Эцидии ржавчины сливы (возбудитель *T. prunispinosae*) имеют типичное для рода пукциния строение и развиваются в начале мая на различных видах ветрениц. Одноклеточные мелкие эцидиоспоры после созревания попадают на листья сливы, абрикоса, чернослива, персика или миндаля, на которых в конце лета образуются бурные или темно-бурные подушечки уредоспор. Уредоспороношение покрывает листья чаще с нижней стороны почти сплошь. Это приводит к их преждевременному усыханию и опадению.

Борьба со ржавчиной осуществляется путем уничтожения зараженной листвы с осени, а также истреблением сорняков, среди которых могут быть и ветреницы.

У представителей рода *эндофиллум* (*Endophyllum*) известны только телейто-, базидиоспоры и пикниды. Мицелий гриба пронизывает всю паренхимную ткань листьев, вызывая их деформацию. На таком мицелии развиваются пикниды и телейтоспороношения.

Телейтоспороношение напоминает эцидий, покрытый полукруглым перидием. Телейтоспоры одноклеточные, с шиповатой оболочкой, округлые, в почках (рис. 251).

Наиболее известные грибы рода *эндофиллум* — *E. sempervivi* и *E. euphorbiae-silvaticae*. Первый

вид вызывает ржавчину молодила, второй — ржавчину молочая. Указанные виды наиболее известны в Европе.

К роду *факопсора* (*Phacopsora*) относятся одноклеточные виды. У гриба есть одноклеточные, темно-бурные телейтоспоры, располагающиеся правильными многослойными рядами и покрытые сверху эпидермисом (рис. 252).

Факопсора в СССР встречается редко. Она приносит значительный вред многим культурам, в основном в Юго-Восточной Азии. Из этого рода наиболее известны ржавчина сои (возбудитель *P. sojae*) и ржавчина винограда (возбудитель *P. vitis*).

К роду *хемилейя* (*Hemileia*) относят ржавчину кофейного дерева (возбудитель *H. vastatrix*). Она приносит огромный ущерб посадкам кофейного дерева. Возбудитель развивается в основном в стадии уредоспор. На зараженных листьях находятся пустулы ржавчины, постепенно занимающие всю листовую поверхность. Это приводит к преждевременному засыханию листьев и ослаблению деревьев. Ослабленные деревья поражаются массой вторичных паразитов и в конце концов погибают. Первоначально пораженные растения дают 10—20% урожая.

Единственное рациональное мероприятие в борьбе с болезнью — вырубка пораженных плантаций, поскольку до настоящего времени не существует устойчивых к ржавчине сортов кофейного дерева.

Впервые на кофейную ржавчину обратили вни-

мание в конце XIX в. на острове Шри Ланка. Она вызвала там массовую гибель деревьев. Это привело к разорению Большого Восточного банка и к полному снятию культуры кофе в этой зоне и замене его чайным кустом.

Уредоспоры кофейной ржавчины легко переносятся ветром на тысячи километров. В связи с этим ржавчина до 1970 г. была распространена во всех районах выращивания кофе, за исключением Латинской Америки. Между тем основная доля мирового экспорта кофе приходится на Центральную и Южную Америку, особенно на Бразилию, Колумбию и Мексику.

В 1970 г. впервые кофейная ржавчина была отмечена в Бразилии. Выяснено, что споры ржавчины были занесены воздушными течениями через Атлантический океан из Западной Африки.

В настоящее время ржавчина кофейного дерева представляет потенциальную угрозу производству этой культуры в Южной Америке.

История кофейной ржавчины говорит о том, что ржавчинные грибы при массовом развитии могут наносить огромный экономический ущерб сельскохозяйственному производству. Их распространение даже на новые континенты осуществляется с поразительной легкостью.

Для изучения ржавчинных болезней большое значение имеет исследование возбудителей в международном масштабе. Только в этом случае можно предсказать появление тех или иных возбудителей в новых районах.

КЛАСС

ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ,

или

НЕСОВЕРШЕННЫЕ

ГРИБЫ

DEUTEROMYCETES

FUNGI

IMPERFECTI

Дейтеромицеты, или несовершенные грибы, наряду с аскомицетами и базидиомицетами представляют один из крупнейших классов грибов, объединяющих более 17 тыс. видов, принадлежащих к 1680 родам. Этот класс включает грибы с септированным мицелием, весь жизненный цикл которых обычно происходит в гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Они размножаются только бесполом путем — конидиями, а половые стадии (телеоморфы) у них отсутствуют.

Дейтеромицеты существенно отличаются от других классов грибов, представители которых имеют обычно общих предков. Это заведомо гетерогенная группа, виды которой связаны по происхождению с разными группами из двух классов — аскомицетов и базидиомицетов. Нередко к дейтеромицетам относят и анаморфы представителей двух последних классов. В связи с этим в современной микологии существуют два принципиально различных подхода к пониманию положения дейтеромицетов. Согласно первому из них, исторически сложившемуся в прошлом веке, дейтеромицеты — искусственная временная группа высших грибов, известных в настоящий момент только в конидиальных стадиях (анаморфах). Сторонники этого подхода исходят из оптимистического предположения, что со временем телеоморфы будут обнаружены у всех известных дейтеромицетов. Однако хотя в последние три десятилетия большое число исследований было посвящено выявлению связей дейтеромицетов с аскомицетами и базидиомицетами и во многих случаях такие связи были об-

наружены, группа анаморфных видов (т. е. настоящих дейтеромицетов) не только не уменьшается, но даже и увеличивается в объеме, так как описание новых их видов происходит с большей скоростью, чем установление их связей с телеоморфами. Безуспешны тщательные поиски и экспериментальные попытки получить телеоморфы у многочисленных широко распространенных в природе и процветающих видов дейтеромицетов, таких, как *фузариум оксиспорум* (*Fusarium oxysporum*), *аспергилл черный* (*Aspergillus niger*), *аспергилл дымчатый* (*A. fumigatus*), *аспергилл желтый* (*A. flavus*), *вертицилл георгина* (*Verticillium dahliae*) и др. Более того, во многих случаях телеоморфы образуются в природе редко, а у некоторых видов известны только в культуре.

Поэтому по мере накопления материалов все большее распространение среди микологов приобретает взгляд на дейтеромицеты как на самостоятельную новую прогрессивную эволюционную ветвь грибов, находящуюся в процессе становления. Поскольку в ходе эволюции анаморфы и телеоморфы развивались разными темпами, относительно неравномерно и независимо и в то же время тенденция к утрате телеоморф и увеличению роли анаморф в сохранении вида наблюдается в разных, часто далеко отстоящих группах аскомицетов, а также и у некоторых базидиомицетов, очевидна гетерогенность дейтеромицетов. Некоторые микологи, подчеркивая эту особенность дейтеромицетов, называют их **формальным классом**.

Хотя в системе несовершенных грибов мы пользуемся теми же таксономическими категориями, как и для других групп грибов, в них вкладывается иной смысл — это искусственные, формальные группы, выделяемые на основе чисто внешнего сходства организмов, а не их родства. Например, род дейтеромицетов не соответствует истинному роду (группе близкородственных видов). Он представляет искусственную группу, объединяющую виды со сходными конидиальными спороношениями, называемую часто, в отличие от родов других организмов, **формальным родом**.

Мы знаем, что часто один род аскомицетов включает виды с разными конидиальными стадиями. Так, у рода микосферелла известны конидиальные спороношения (анаморфы) из родов *рамулярия* (*Ramularia*), *церкоспора* (*Cercospora*), *септория* (*Septoria*) и другие, а у рода нектрия конидиальные спороношения из родов *акремонииум* (*Acremonium*), *фузариум* (*Fusarium*), *туберкулярия* (*Tubercularia*), *цилиндрокарпон* (*Cylindrocarpum*).

С другой стороны, конидиальные спороношения различных родов аскомицетов, даже относящихся к разным порядкам, часто бывают очень похожи. В результате этого в один род дейтеромицетов нередко входят виды, связанные по происхождению с представителями не только разных родов, но и порядков и даже классов высших грибов. Род акремонииум, например, связан с совершенными стадиями родов эмерицеллопсис (порядок эуроциевых), нектрия (порядок гипокрейных) и кордицепс (порядок спорыньевых), а конидиальные стадии типа *эдоцефалум* (*Oedocephalum*) из-

вестны как у дискомицетов, так и у некоторых базидиомицетов. Связи с представителями разных классов установлены и у некоторых родов аспорогенных дрожжей, например *кандида* (*Candida*).

Вегетативное тело дейтеромицетов — хорошо развитый, ветвящийся, гаплоидный мицелий, состоящий обычно из многоядерных клеток. В мицелии всегда присутствуют септы (перегородки), обычно с простыми порами, как у аскомицетов (с. 84, рис. 56). Имеются дейтеромицеты и с септами типа, характерного для базидиомицетов. У аспорогенных дрожжей мицелия нет, а вегетативное тело представлено почкующимися клетками.

У большинства дейтеромицетов размножение происходит при помощи конидий. Лишь у немногих из них конидиальное спороношение отсутствует. Такие грибы часто образуют склеротии (*Sclerotium*, *Rhizoctonia*), а иногда встречаются только в виде стерильных мицелиев. Конидии (споры бесполого размножения) образуются на гаплоидном мицелии, на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах, представляющих ветви мицелия, обычно поднимающиеся над ним. Они могут быть малодифференцированными, не отличающимися от вегетативных гиф мицелия, но чаще хорошо развиты. Увеличение продукции конидий достигается путем ветвления конидиеносцев различным образом (мутовчатое, монопоидальное, симподиальное, дихотомическое, рис. 253), образования их расширений или вздутий, несущих группы спор и расположенных на вершине конидиеносца (*Aspergillus*, *Oedocephalum*) или интеркалярно (*Arthrobotrys*, *Gonatobotrys*), а так-

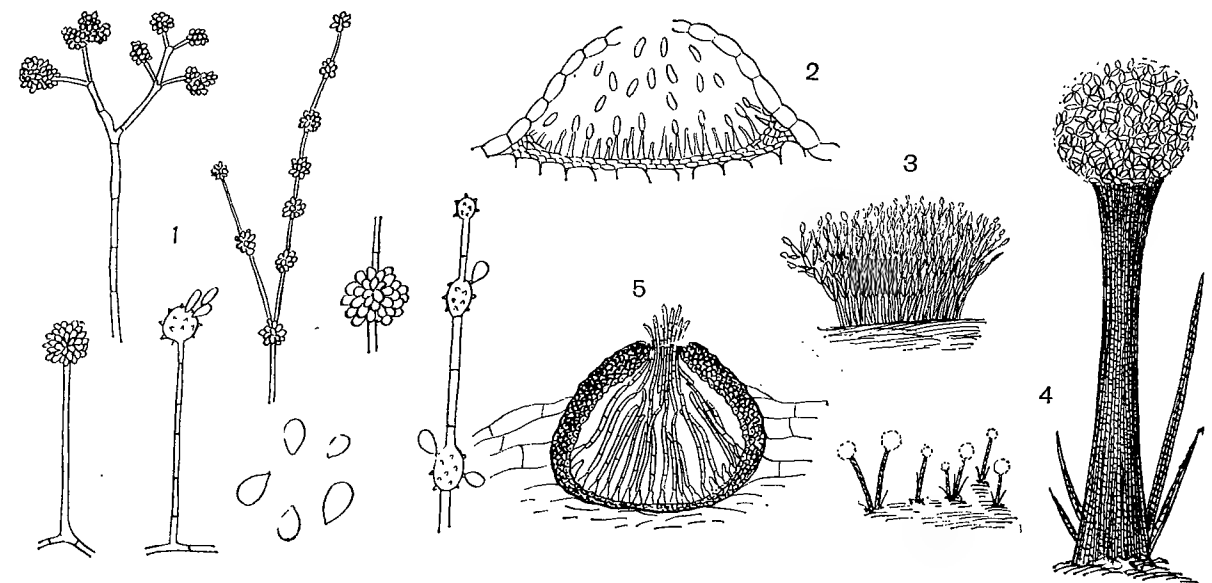


Рис. 253. Типы агрегации конидиеносцев дейтеромицетов:
1 — одиночные конидиеносцы; 2 — ложе; 3 — спородохий; 4 — коремии; 5 — пикнида.

же образованием конидий в длинных акропетальных или базипетальных цепочках.

Многие дейтеромицеты образуют конидиеносцы, объединенные в группы на мицелии или внутри пикнид. Простейшая форма такой агрегации конидиеносцев — *к о р е м и и*. Многочисленные конидиеносцы развиваются тесно сближенным пучком, обычно склеиваясь своими боками, а иногда срастаясь. В результате этого образуется компактная колонка, на вершине которой на веточках конидиеносцев синхронно развиваются конидии.

Коремии характерны для семейства стильбелловых (*Stilbellaceae*) порядка гифомицетов, а также для некоторых пенициллов. У многих дейтеромицетов конидиеносцы образуют слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в виде подушечки. Этот тип конидиального спороношения называют *с п о р о д о х и я м и*. Если конидиальные спороношения такого типа имеют слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия, их называют *п и о н н о т а м и*. Конидии, образующиеся в пионнотах, погружены в слизь.

Л о ж а (ацервулы) по характеру объединения конидиеносцев напоминают спородохии, но конидиеносцы в них образуют тесный слой не на выпуклой строме, а на более или менее плоском сплетении гиф. Ложа часто встречаются у дейтеромицетов — паразитов растений и представляют тесно скученные многочисленные конидиеносцы, сначала развивающиеся в ткани хозяина под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывающие их и выступающие наружу.

Наиболее сложные конидиальные структуры — пикниды. Они имеют шаровидную или кувшиновидную форму, одеты плотной светлой или темной оболочкой с узким отверстием (порусом) на вершине. Внутри пикниды образуются плотным слоем короткие конидиеносцы, на которых формируются конидии, выходящие затем из пикниды через порус или трещины в оболочке, часто в массе слизи. Подробно строение пикнид описано в разделе «Порядок сферопсидные».

Конидии дейтеромицетов разнообразны по строению. Они могут быть одноклеточными или с различным числом перегородок, иногда муральными. Обычно они шаровидные или эллипсоидные, но у некоторых дейтеромицетов известны нитевидные, звездчатые или спирально закрученные конидии. У водных гифомицетов они обычно три- или тетрадиальные, реже сигмоидные. Окраска конидий светлая или темная, буровато-коричневая, вследствие присутствия в них меланинов.

По характеру развития конидии дейтеромицетов относятся к двум группам — талломной и бластической. Талломные конидии (артроспоры и алевриоспоры) развиваются в результате превращения в споры элементов мицелия. Увели-

чение в размерах и дифференциация таких конидий происходит после их отделения перегородкой (септой) от конидиогенной клетки; таким образом, конидии этого типа происходят из целой клетки. Артроспоры образуются в результате фрагментации конидиеносца или гифы (*Geotrichum*, *Oidiodendron*, рис. 254).

Алевриоспоры образуются из отделившейся перегородкой части конидиогенной клетки, после разрастания превращающейся в зрелую конидию. Они образуются одиночно на вершине ветвей конидиеносца или гиф и часто имеют крупные размеры и утолщенную клеточную стенку. Иногда они развиваются в коротких цепочках. К этому же типу конидий относятся и аннелоконидии, или аннелоспоры, часто образующие довольно длинные цепочки. Первая конидия такой цепочки образуется как концевая алевриоспора, затем конидиеносец прорастает через рубец от споры и конец его превращается в следующую алевриоспору. При многократном прорастании конидиеносца через рубцы спор образуется цепочка алевриоспор. Конидиогенная клетка конидиеносца в результате этого процесса удлиняется, и рубцы, остающиеся после отделения алевриоспор, заметны на ней в виде колец. Конидиогенные клетки такого типа названы *а н н е л о ф о р а м и*, а сами конидии — *а н н е л о к о н и д и я м и*. Они известны у многих грибов, например у *аннелофоры африканской* (*Annelophora africana*), *скопуляриопсиса короткостеблевого* (*Scopulariopsis brevicaulis*).

Бластический способ образования конидий характеризуется заметным увеличением в размерах зачатка конидии до его отделения перегородкой от конидиогенной клетки. Конидии здесь развиваются таким образом из части клетки, в отличие от конидий первого типа. На основе участия стенки конидиогенной клетки в формировании стенки конидии разграничивают три типа бластогенных конидий.

У *б л а с т о с п о р*, или *б л а с т о к о н и д и й*, все слои стенки конидиогенной клетки участвуют в образовании стенки конидии. Бластоспора развивается как вздутие конца конидиогенной клетки, затем отшнуровывающееся от нее и отделяющееся перегородкой. Этот процесс напоминает почкование у дрожжей. Бластоспоры образуются в акропетальных цепочках (например, у родов *Cladosporium*, *Septonema*) или одиночно, часто на небольших зубчиках (например, у рода *Arthrotrichum*, рис. 268, с. 403).

В формировании клеточной стенки *п о р о с п о р*, или *п о р о к о н и д и й*, принимают участие только внутренние слои клеточной стенки конидиогенной клетки. Они образуются путем почкования через поры в стенках конидиеносцев. Пороспоры обычно толстостенные, развиваются по одной на вершине и по бокам конидиеносца. Конидии этого типа образуются у представи-

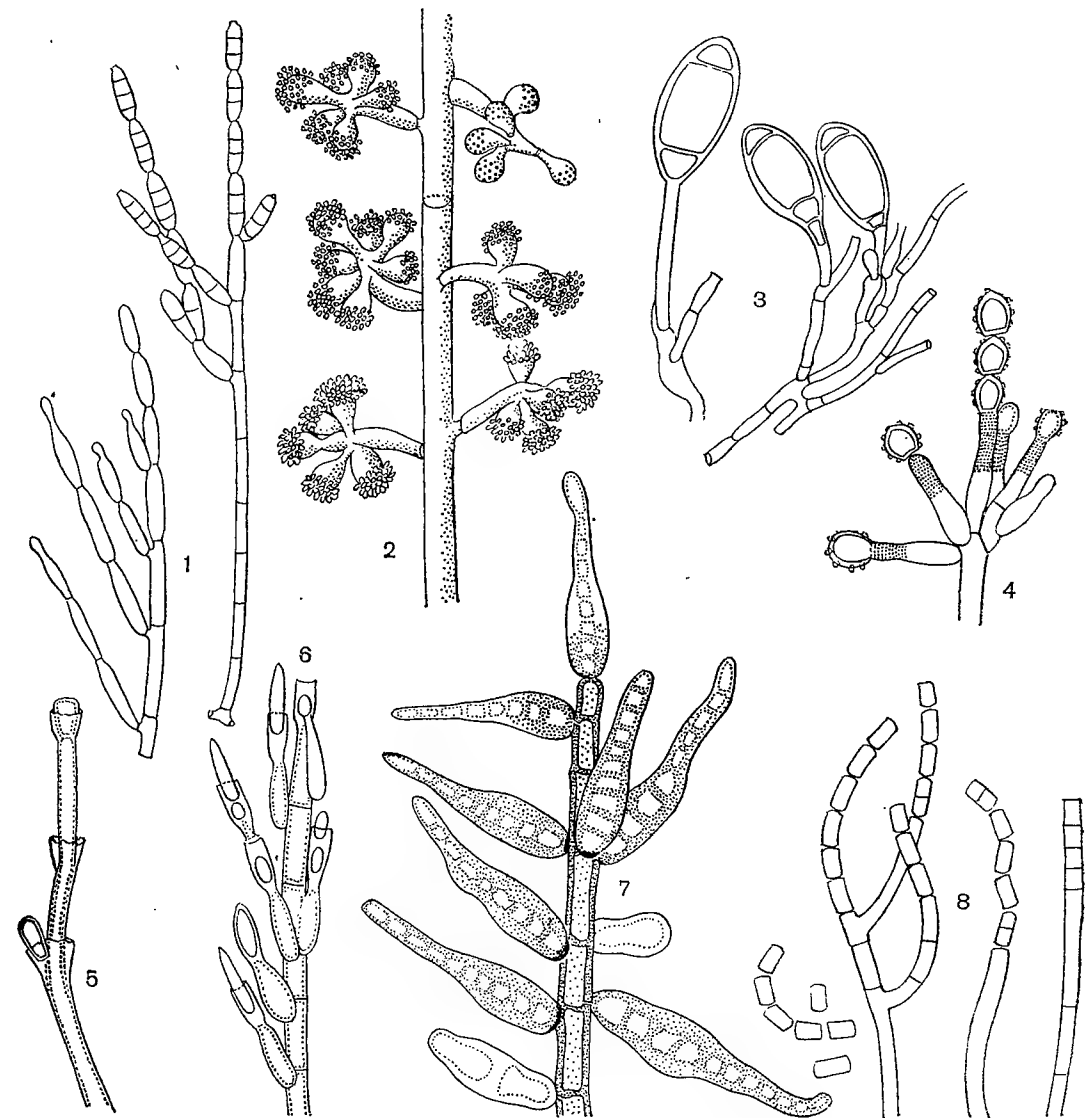


Рис. 254. Способы образования конидий дейтеромицетов:

1, 2 — бластоконидии; 3 — алевриоконидии; 4 — аннелоконидии; 5, 6 — фиалоконидии; 7 — пороконидии; 8 — артроконидии.

телей рода *гельминтоспорий* (*Helminthosporium*), а также у некоторых других гифомицетов.

При образовании третьего типа бластогенных конидий — *ф и а л о с п о р*, или *ф и а л о к о н и д и й*, — клеточная стенка конидии формируется заново, стенка конидиогенной клетки не участвует в ее образовании. Фиалоспоры образуются на *ф и а л и д а х* — конидиогенных клетках, обычно утолщенных у основания и слегка оттянутых в верхней части, у многих грибов с ясно заметным воротничком (например, у родов *Phialophora*, *Catenularia*). У других грибов воротничок фиалиды заметен мало или вообще отсутствует, как у пенициллов и аспергиллов (рис. 255).

У несовершенных грибов с разными типами конидий хорошо прослеживается параллелизм

в усложнении структуры конидиеносцев и их агрегации, ведущих к увеличению количества спор. Например, среди грибов с фиалоспорами можно обнаружить виды с простыми конидиеносцами (*Acremonium*), обильно ветвящимися конидиеносцами (пенициллы), коремиями (*Stilbella*), спородохиями (*Tuberularia*), ложами (*Colletotrichum*, *Myrothecium*), пикнидами (*Cytospora*).

Параллельный ряд усложняющихся форм конидиального аппарата представляют грибы с алевриоспорами. У грибов с пороспорами и артроспорами известны формы только с одиночными конидиеносцами.

Конидии несовершенных грибов, имеющие сухую поверхность, распространяются обычно

воздушными течениями. В воздухе можно обнаружить в больших количествах споры грибов из родов альтернARIA (Alternaria), кладоспорий (Cladosporium), пеницилл и многих других. Если чашку Петри с питательной средой хотя бы ненадолго оставить открытой, в ней уже через 3—4 дня появляются многочисленные колонии этих грибов. Их можно обнаружить даже на высоте более 7000 м над землей. У представителей несовершенных грибов, споры которых погружены в слизь (Acremonium, Verticillium, Graphium), в распространении их участвует вода (часто капли дождя) или мелкие животные (например, жуки-короеды, переносящие конидии

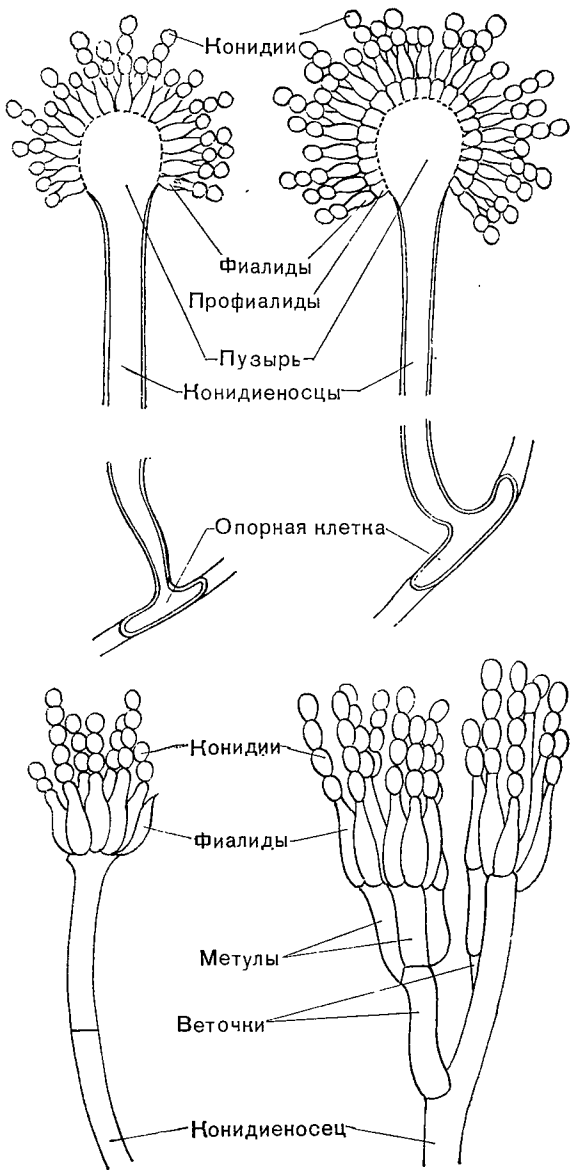


Рис. 255. Строение конидиеносцев. Вверху — аспергилл; внизу — пеницилл.

графидума — конидиальной стадии возбудителя голландской болезни язвов). При низкой влажности воздуха и высыхании слизи такие споры переносятся также токами воздуха.

Освобождение конидий у несовершенных грибов обычно происходит пассивно. Активное их освобождение наблюдают очень редко. У грибов из родов дейтониелла (Deightonella) и курвулярия (Curvularia) конидиогенная клетка теряет воду в результате испарения, в ней развивается отрицательное давление и стенки клетки искривляются. Если процесс потери воды продолжается, оставшиеся ее молекулы сцепляются между собой и со стенками клетки. Вода в клетке находится поэтому в состоянии повышенного поверхностного натяжения, пока не достигается точка, в которой оно снимается путем перехода воды в газообразную фазу. При этом втянутая клеточная стенка конидиогенной клетки внезапно расправляется и сообщает толчок соседней с ней клетке — конидии, которая отбрасывается в воздух (Д. С. М е р е д и т).

Размножение несовершенных грибов происходит только бесполым путем, поэтому можно было бы предположить, что все особи, происшедшие из конидий, образовавшихся из одной колонии, и последующие их поколения будут развиваться практически в виде чистых линий и изменяться очень мало, только за счет немногочисленных спонтанных мутаций. Но в природе у несовершенных грибов этого никогда не наблюдается. Они представляют, напротив, одну из наиболее вариабельных и подвижных в экологическом отношении групп грибов, именно поэтому весьма широко распространенную в природе и заселяющую самые разнообразные субстраты. Это объясняется тем, что у несовершенных грибов очень часто мицелий гетерокариотичен, т. е. содержит генетически различные ядра.

Гетерокариоз известен в различных таксономических группах грибов — у оомицетов, аскомицетов, зигомицетов, но у несовершенных грибов он представляет собой основной механизм изменчивости. В процессе развития гетерокариотического мицелия число ядер того или иного типа может варьировать в зависимости от изменения условий среды, обеспечивая таким образом адаптацию гриба к этим изменениям. Так, пеницилл распростертый (Penicillium expansum) в природе всегда встречается в гетерокариотическом состоянии. Его гомокариотические изоляты (с генетически однородными ядрами) обычно растут хуже, чем исходный гетерокарионт. Содержание ядер разных генетических типов у этого гриба регулируется условиями среды, например составом питательных сред: при изменении содержания в среде яблочной пульпы число ядер одного из генетических типов (А) колеблется от 13 до 58%. Колебания числа ядер разных типов обнаружены и у некоторых фузариумов.



Таблица 40. Гастеромицеты:

1 — ризопогон («трюфель») краснеющий (Rhizopogon roseolus); 2 — миценаструм толстокожий (Mycenastrum corium); 3 — ризопогон желтоватый (Rhizopogon luteolus); 4 — звездчатка гигрометрическая (Astraeus hygrometricus); 5 — краснотка кирпично-красная (Calostoma cinnabarina); 6 — ложнодождевик обыкновенный (Scleroderma aurantium).



Таблица 47. Гифомицеты и меланкониевые грибы — паразиты растений:

1 — кладоспориоз томатов (возбудитель — *Cladosporium fulvum*), в н и з у — спороношение гриба; 2 — альтернариоз капусты (возбудитель — *Alternaria brassicae*), в н и з у — конидии паразита; 3 — антракноз фасоли (возбудитель — *Colletorichum lindemuthianum*), р я д о м — спороношение гриба; 4 — антракноз тыквы (возбудитель — *C. lagenarium*), с п р а в а — спороношение гриба; 5 — антракноз винограда (возбудитель — *Gloeosporium ampelinum*); 6 — гельминтоспориоз ячменя (возбудитель — *Helminthosporium sativum*); слева — спороношение гриба.

Образование гетерокариотического мицелия у несовершенных грибов может происходить несколькими путями. У одних из них на гетерокариотическом мицелии образуются конидии, содержащие генетически различные ядра. Из таких конидий снова развивается гетерокариотический мицелий. У *аспергилла угольного* (*Aspergillus carbonarius*), например, конидии содержат по 2—5 ядер. Гетерокарионты между диким типом с черными конидиями и мутантом со светло-коричневыми конидиями образуют споры промежуточной окраски, которые, в свою очередь, дают колонии также смешанного типа. Если конидии на гетерокариотическом мицелии образуются из одноядерных конидиогенных клеток, они гомокариотичны, т. е. содержат ядра только одного генетического типа. У другого вида аспергиллов — *A. versicolor* — гетерокарионты между диким штаммом с зелеными конидиями и мутантом с белыми конидиями образуют головки с цепочками белых и зеленых конидий. Из таких конидий вырастает гомокариотический мицелий. Гетерокариотичность у него может восстанавливаться в результате образования анастомозов между гифами с генетически различными ядрами, а также в результате мутаций в отдельных ядрах мицелия.

В некоторых случаях гетерокариоз может быть основой не только изменчивости и адаптации гриба в результате изменения в его мицелии числа генетически различных ядер, но и рекомбинации признаков. Однако рекомбинация у дейтеромицетов происходит не при мейозе, а при митозе в изредка образующихся в гетерокариотическом мицелии диплоидных ядрах. Такие ядра могут также гаплоидизироваться в результате утраты ими хромосом.

Процесс рекомбинации такого типа был назван парасексуальным процессом (Дж. Понтекорво). Он складывается из нескольких этапов: слияния ядер гетерокарионта и образования диплоидного гетерозиготного ядра; размножения таких гетерозиготных ядер в гетерокариотическом мицелии вместе с гаплоидными; митотической рекомбинации во время размножения диплоидных ядер; вегетативной гаплоидизации диплоидных ядер в результате утраты ими хромосом. Парасексуальный процесс известен у грибов из разных классов, однако у дейтеромицетов ему часто придается особое значение как замены утраченного ими полового процесса. Действительно, парасексуальный процесс известен сейчас у многих дейтеромицетов, однако его наблюдают у них только в условиях лаборатории. Вопрос о его роли в естественных условиях обитания дейтеромицетов остается открытым.

Дейтеромицеты широко распространены в природе во всех районах земного шара. Многие представители этой группы обитают как сапротрофы в почве, составляя большую часть почвенных гри-

бов. Они в изобилии встречаются на различных растительных субстратах, реже на субстратах животного происхождения. Эти группы дейтеромицетов принимают активное участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Некоторые сапротрофные несовершенные грибы вызывают плесневение пищевых продуктов и различных промышленных изделий.

Многочисленна группа несовершенных грибов, паразитирующих на высших растениях. Они вызывают многочисленные серьезные болезни сельскохозяйственных культур, приносящие большой экономический ущерб. Некоторые представители этого класса вызывают заболевания у человека и животных. Развиваясь на зерне и других продуктах питания, отдельные дейтеромицеты выделяют в них токсины, которые могут вызвать тяжелые отравления при использовании таких продуктов в пищу человеком или при кормлении ими животных.

Среди дейтеромицетов известны многочисленные продуценты биологически активных веществ, используемые при производстве антибиотиков (пенициллинов, цефалоспоринов, гризеофульвина, фузагиллина, трихотецина), различных ферментов и органических кислот. Дейтеромицеты, паразитирующие на насекомых-вредителях и грибах, патогенных для растений, а также хищные грибы, уничтожающие нематод, используют для разработки экологически безопасных биологических методов защиты растений от вредителей и болезней.

Система дейтеромицетов — один из наиболее сложных и спорных вопросов современной микологии. Широко используемая система несовершенных грибов, разработанная П. А. Саккаром в 1880 г., заведомо искусственна и служит только более или менее удобной схемой для их упорядочения и определения. Дейтеромицеты подразделяются в ней на три порядка на основе строения конидиального аппарата. Порядок *гифомицеты* (*Hyphomycetales*) объединяет несовершенные грибы, образующие одиночные конидиеносцы или конициеносцы, соединенные в коремии и спородохии. К порядку *меланкониевых* (*Melanconiales*) относятся несовершенные грибы, образующие ложа, а к порядку *сферопсидных* (*Sphaeropsidales*) — образующие пикниды. Сейчас выделяют также порядок *агономицеты* (*Agonomycetales*), включающий грибы, в цикле развития которых конидиальные спороношения отсутствуют, имеются только мицелий и часто склероции, и порядок *бластомицеты* (*Blastomycetales*), объединяющий аспорогенные дрожжи.

В получившей широкое распространение системе грибов Д. Эйнсворта дейтеромицеты приняты в ранге подотдела с двумя классами: *гифомицеты* (*Hyphomycetes*) и *целомицеты* (*Soomycetes*), последний из которых объединяет

порядки меланкониальных и сферопсидных системы С а к к а р д о (см. с. 408).

Во второй половине XX в. неоднократно принимались попытки создать более совершенную систему дейтеромицетов. Этому вопросу были посвящены два международных совещания микологов, собиравшиеся по инициативе Б. К е н д р и к а в Кананаскисе (Канада). На первом из них, в 1971 г., основное внимание было обращено на типы конидиогенеза как основной таксономический критерий у дейтеромицетов. Некоторые микологи (С. Дж. Хьюз, К. В. С у б р а м а н и а н, К. Т у б а к и, С. Н и л ь с с о н, Дж. Л. Б а р р о н и др.) предложили подразделение дейтеромицетов на разное число групп по типу конидиогенеза, однако эта система находится в процессе разработки, она охватывает далеко не все несовершенные грибы. Конидиогенез хорошо изучен только у гифомицетов, но он известен лишь у немногочисленных представителей меланкониальных и сферопсидных. Кроме того, в процессе детального изучения конидиогенеза у разных родов дейтеромицетов выяснилось, что границы между различными типами конидиогенеза не столь четки, как это казалось ранее, а некоторые из них связаны рядом переходных форм. Сходство в типах конидиогенеза далеко не всегда отражает родственные связи видов дейтеромицетов (см. примеры на с. 365). Поэтому на втором совещании в Кананаскисе, в 1979 г., было высказано сомнение в том, что на основе морфогенетических критериев может быть построена естественная система дейтеромицетов. Ее основой может служить только знание связей между анаморфными видами дейтеромицетов с исходными для них группами аскомицетов и базидиомицетов. Попытка разделить дейтеромицеты на группы несовершенных аскомицетов и несовершенных базидиомицетов была предпринята еще в 1969 г. Х. К р а й з е л е м. Подобная же система была предложена и на совещании в Кананаскисе. Однако в настоящее время мы не располагаем достаточным материалом по связям анаморф и телеоморф для построения на этой основе системы, охватывающей все дейтеромицеты. Ее разработка — дело будущего.

ПОРЯДОК ГИФОМИЦЕТЫ (HYPHOMYCETALES)

Гифомицеты — наиболее обширный и разнообразный в морфологическом и экологическом отношении порядок несовершенных грибов. Он объединяет грибы с одиночными конидиеносцами, а также с конидиеносцами, собранными в коремии и спородохиях. Деление его на семейства основано на характере агрегации конидиеносцев, а также на окраске конидиеносцев и конидий. Он подразделяется на 4 семейства: семейство *монилиевых* (Moniliaceae) с одиночными светлыми ко-

нидиеносцами и светлыми конидиями; семейство *дематиевых* (Dematiaceae) с одиночными, но темными конидиеносцами и конидиями; семейство *стильбелловых*, или *коремциальных* (Stilbellaceae), с конидиеносцами, соединенными в коремии; семейство *туберкуляриевых* (Tuberculariaceae) с конидиеносцами, собранными в спородохиях.

Гифомицеты входят в многочисленные экологические группы грибов: почвенные, ксилофильные (обитающие на древесине), паразиты растений, хищные (улавливающие микроскопических животных и питающиеся ими), водные, микофильные (обитающие как паразиты на других грибах), энтомофильные (паразитирующие на насекомых) и др.

Род Аспергилла (Aspergillus)

Грибы из рода *аспергилла* (Aspergillus), описанного впервые в 1729 г. итальянским микологом П. М и к е л и, — один из наиболее распространенных гифомицетов. Естественное местообитание их — верхние горизонты почвы, особенно в южных широтах. Но чаще всего их обнаруживают на различных продуктах, главным образом растительного происхождения, где колонии их образуют плесневые налеты разного цвета, особенно часто голубовато-зеленые, реже других цветов. Колонии аспергиллов появляются на хлебе, хранящемся при повышенной влажности, на варенье, влажных обоях, изделиях из кожи и т. п. Следовательно, большинство видов аспергиллов — сапротрофы. Но в этом роде имеются и токсикообразователи, и паразиты животных и человека.

Вегетативное тело аспергиллов — многоклеточный, очень ветвистый мицелий, пронизывающий субстрат. Клетки мицелия многоядерны. Иногда развивается и обильный воздушный мицелий. У большинства аспергиллов плесневый налет состоит из конидиеносцев с конидиями. Конидиеносцы отходят вверх от особых клеток мицелия — опорных клеток (рис. 255). У разных видов конидиеносцы имеют различные размеры, могут представлять собой одну клетку или, реже, иметь перегородки, у немногих ветвятся. У большинства аспергиллов конидиеносцы бесцветны, как и гифы мицелия, а у некоторых (например, у представителей групп *A. nidulans*, *A. ochraceus*) они коричневатые или желтоватые. Оболочки их у большинства гладкие, у немногих (группа *A. ochraceus*, *A. effusus* из группы *A. nidulans*) шиповатые. Верхняя часть конидиеносца вздувается, образуя пузырь, у большинства округлый, у отдельных видов в различной степени вытянутый. На пузыре или радиально, или только в верхней его части размещаются флажковидные клетки — ф и а л и д ы, из узкого горлышка которых выходят одна за другой, располагаясь в цепочку, одноклеточные конидии. Непосредственно у отверстия наверху фиакиды ко-

нидии имеют тонкую оболочку, часто бесцветны или бледно окрашены, и окончательное созревание и оформление их происходит постепенно. Чем выше по цепочке, тем конидии крупнее, интенсивнее окрашены и более зрелы. Зрелые конидии имеют определенную форму и окраску, у многих аспергиллов становятся при созревании шиповатыми или бугорчатыми. Окраска массы конидий как раз и придает тот или иной цвет плесневому налету, т. е. колонии.

У некоторых аспергиллов, находящихся, по видимому, на более высокой ступени эволюционного развития, увеличение количества образующихся конидий происходит в результате того, что на пузыре конидиеносца возникает серия клеток (профид), на которых сидят пучками, или мутовками, фиакиды (рис. 255). При рассматривании верхушки конидиеносца аспергилла, несущей цепочки конидий, при малом увеличении микроскопа она внешне очень напоминает наконечник лейки, из отверстий которого льются струйки воды. Поэтому русское название аспергилла — леечный гриб. Однако точный перевод аспергилла будет «косматая голова», что также очень хорошо согласуется с впечатлением, производимым при рассматривании конидиеносцев с цепочками конидий.

По мере созревания конидии отваливаются, переносятся на новые места и прорастают при благоприятных условиях, образуя мицелий.

При помощи конидий, т. е. бесполом путем, размножается большинство аспергиллов. Однако некоторым из них свойственно и высшее спороношение — сумчатое, т. е. половое. В колониях таких видов бывают заметны невооруженным глазом маленькие шарики, у большинства желтого цвета. Это плодовые тела — к л е й с т о т е ц и и. Они были впервые обнаружены Г. Ф. Л и н к о м (1809) в гербарном материале.

Клейстотеции сохранились главным образом у тех аспергиллов, у которых конидиеносцы имеют более простое строение: не несут на своем пузыре тех дополнительных элементов (профид), которые характерны для видов, утративших сумчатое спороношение.

В настоящее время сумчатая стадия известна почти у всех видов группы *A. glaucus*, у всех видов серии *A. fischeri* из группы *A. fumigatus*, у многих видов группы *A. nidulans* и у некоторых видов групп *A. ornatus*, *A. cremeus* и *A. ochraceus*. Эти грибы имеют фиакиды, образующиеся непосредственно на пузыре конидиеносца (без профид).

На клейстотеции похожи склероции, образующиеся у многих видов аспергиллов из групп *A. candidus*, *A. niger*, *A. flavus* и *A. ochraceus*. Но, в отличие от клейстотециев, они представляют собой простое сплетение гиф мицелия и внутри нет сумок. Можно предположить, что склероции — это клейстотеции, утратившие спо-

собность формировать аскоспоры. Подтверждением такого предположения служит образование внутри склероциев сумчатого спороношения, например у *A. alliaceus*.

Склероции особенно обильны при высоком содержании в среде нитратов и сахарозы и при температуре 20—25 °С.

Иногда за клейстотеции или склероции можно принять сходные по внешнему облику образования, наблюдающиеся в колониях некоторых групп (*A. nidulans*, *A. versicolor*, *A. ustus*). Это скопления шаровидных или извитых клеток с такими толстыми оболочками, что полость этих клеток почти полностью облитерируется. Иногда их принимают за хламидоспоры. Действительно, у *A. nidulans* прослежено прорастание этих клеток в мицелий. Однако истинная природа толстостенных клеток не установлена.

У аспергиллов, так же как у пенициллов и многих других грибов, имеются дополнительные механизмы образования новых форм, кроме полового процесса. Первое сообщение о гетерокариозе у *A. niger* (табл. 44) и *A. nidulans* было опубликовано в 1940 г. Г. Х. Г о с с о п о м с сотрудниками. Парасексуальный процесс, существующий момент в котором представляет гетерокариоз, был также впервые продемонстрирован на *A. nidulans* в 1952 г. Ж. Е. Р о п е р о м, а затем на *A. niger* Л. П о н т е к о р в о и др. С тех пор он был всесторонне изучен у многих других видов и родов грибов.

То, что именно аспергиллы были подвергнуты такому усиленному изучению в указанном плане, отнюдь не было случайным. Примерно с середины XIX в. аспергиллы уже привлекали к себе внимание как активные агенты процессов разрушения самых разнообразных материалов, как возбудители заболеваний и причина токсикозов животных и человека, как продуценты различных ферментов и других ценных продуктов обмена веществ, с успехом используемых в ряде отраслей промышленности. Кроме того, они хорошо растут в лабораторных условиях, почему и стали одним из излюбленных объектов исследований. Достаточно сказать, что между 1891 и 1928 гг. было опубликовано более 2000 работ по аспергиллам, посвященных главным образом физиологии, биохимии и генетике видов этих грибов. Изучение их продолжается и в настоящее время. Особенно активно работают с аспергиллами в лабораториях с 1940 г., когда их стали использовать как вообще весьма удобные модели в исследованиях генетических закономерностей, различных физиологических процессов, путей обмена веществ и т. п.

Некоторые группы и виды аспергиллов широко распространены в природе и имеют, как уже было сказано, весьма существенное практическое значение. Это в первую очередь представители группы *A. niger*, наиболее активно используемые в промышленности и в лабораторных исследова-

ниях. Только видам этой группы начиная с 1945 г. было посвящено свыше 1000 научных статей! Они выделяются из почвы в разных странах и на разных континентах, т. е. являются космополитами. Они развиваются на зерне во время его хранения, на плодах, овощах, хлопчатобумажных изделиях, коже и материалах, богатых белками.

Колонии видов группы *A. niger* коричневые, шоколадные или черные (табл. 44). Конидиеносцы у большинства видов несут профиалиды с мутками фиалид.

Виды группы *A. niger* отличаются многообразной биохимической активностью. Они вырабатывают разнообразные ферменты — амилазные, протеиназы, пектиназу, липазу, глюкооксидазу, ферменты, разрушающие роговое вещество, хитин и др. Уже в 1787 г. было описано «сбраживание» галловых орешков при помощи *A. niger*, вырабатывающего фермент таназу, с образованием галловой кислоты, которая используется для производства ряда красок, чернил, некоторых фармацевтических препаратов. В настоящее время при помощи пектолитических ферментов *A. niger* и *A. foetidus* в ряде стран производят осветление фруктовых соков и вин. В Японии пектолитические ферменты *A. niger* используют для расщепления на волокна стеблей растений (рамы). Использование ферментов *A. awamori* позволяет получать кристаллическую глюкозу из крахмала. Из инулина под действием фермента *A. niger* можно получать фруктозу, и т. д.

Широкое применение получила способность штаммов *A. niger* и других видов этой группы к образованию лимонной, щавелевой, глюконовой, фумаровой кислот. В СССР и в других странах для производства лимонной кислоты использовались штаммы этого вида. Штаммы группы *A. niger* способны синтезировать витамины биотин, тиамин, рибофлавин и др.

Что касается антибиотических веществ, то их продуцируется ограниченное количество и практическое использование их невелико.

Применение штаммов *A. niger* в различных лабораторных исследованиях было многообразно. В свое время этот вид образно назвали «биохимической лягушкой» (Л. И. Куранов). Так как они очень чувствительны к минеральным источникам питания, возможно использовать специально отобранные штаммы для определения дефицита некоторых элементов в почве (фосфора, калия, меди и др.) и витаминов, что оказалось значительно проще, точнее и быстрее, чем химические анализы.

В ряде тропических стран отмечены заболевания растений, вызываемые штаммами *A. niger*, например проростков арахиса, хлопчатника, сорго в Восточной Африке (Судан), Индии. Гриб *A. carbonarius* из этой же группы описывают как причину гнили винограда в Индии.

Штаммы *A. niger*, выделенные из заплесневелых кормов, оказались токсичными для животных. Известны случаи отомикозов, легочных аспергиллезов, бронхопневмонии, мицетом конечностей, причиной которых был *A. niger*.

Не меньшее значение имеют грибы группы *A. flavus-oryzae*. Для них характерна желтовато-зеленая окраска колоний. Конидиеносцы у некоторых видов несут на вздутии только фиалиды, а у других и профиалиды. Эти грибы встречаются в почве и на самых разнообразных субстратах: растительных остатках, фураже, пищевых продуктах, растительных маслах, пластических массах и других материалах. *A. flavus* может расти даже на таких, казалось бы, мало подходящих субстратах, как воск, парафин. Грибы этой группы — главные компоненты сообщества плесневых грибов, развивающихся на зерне и семенах, главным образом на рисе, горохе, соевых бобах, арахисе, в плохо проветриваемых хранилищах, даже при 18% влажности. Разнообразие заселяемых субстратов объясняется тем, что у видов этой группы имеется особенно богатый набор ферментов. Они продуцируют амилазу, протеиназы, липазы, пектиназы (пектазу и протопектиназу), целлюлазу и др. Именно поэтому *A. oryzae* и родственные виды используются на Востоке для пищевых и других целей в течение не одного столетия. Спиртовая промышленность Японии и других стран Востока целиком основана на ферментативных свойствах грибов этой группы. Ферменты *A. oryzae* («така-кой») гидролизуют крахмал рисовых зерен при изготовлении рисовой водки — саке. Для получения промышленного спирта в Японии в настоящее время с успехом используются и другие источники крахмала, например батат.

При приготовлении продуктов питания из сои и других субстратов, богатых белками, на Востоке (главным образом в Японии) используют уже в течение столетия протеолитические ферменты *A. flavus*, *A. oryzae*, *A. parasiticus*. В производстве китайского и японского соевого соуса ферментативным способом применяют особую закваску, представляющую собой культуру *A. oryzae* на вареной сое или перловой крупе. Во Вьетнаме ферментативный соево-рисовый соус «тыонг» служит обязательным повседневным пищевым продуктом населения. При приготовлении его протеолитические и амилазные ферменты плесневых грибов, и лучше других *A. oryzae*, гидролизуют крахмал и белки сои и риса. В современных условиях ферментные препараты *A. flavus*, *A. oryzae* и *A. parasiticus* с успехом применяют для очистки кож от волос и размягчения кож, для удаления серебра из старых пленок и пластинок, в текстильной промышленности. В СССР также используют ферменты грибов этой группы, например, для изготовления ферментных препаратов, в производство спиртов и для других целей.

В настоящее время много внимания уделяют селекции штаммов с высокой α -амилазной, мальтазной и протеазной активностью.

Этим не исчерпывается перечень полезных метаболитов. Способность грибов этой группы образовывать коевую кислоту была установлена в начале нашего столетия. Коевую кислоту вырабатывают *A. flavus*, *A. tamarii*, *A. parasiticus*, *A. effusus*. Они образуют и другие кислоты (β -нитропропионовую, α -кетоглутаровую, лимонную, яблочную, молочную, фумаровую и др.), а также витамины (рибофлавин, тиамин, пантотеновую кислоту, инозитол, биотин, пиридоксин, B_{12} , C, K₃ и др.) и стероиды (тестостерон, тестололактон).

Многообразны проявления паразитных свойств *A. flavus* и других видов группы по отношению к растениям, насекомым, позвоночным животным и человеку. В частности, от *A. flavus* нередко страдают проростки хлопчатника. Он вызывает паралич пчел, заболевания шелковичных червей, термитов и других животных, отомикозы у человека. *A. parasiticus* вызывает легочные заболевания у голубей, цыплят, индюшек, диких птиц, содержащихся в неволе, у лошадей. У людей констатированы случаи инфекции легких и, кроме того, различные внутриполостные поражения, эндокардиты, гранулематоз головного мозга, причиной которых бывает *A. parasiticus*.

В последние годы *A. flavus* получил печальную известность как продуцент одного чрезвычайно вредоносного токсического вещества. Драматическая история открытия этого токсина начинается с 1960 г., когда в Великобритании появилось загадочное заболевание индюшек, при котором они погибали в большом количестве без каких-либо видимых признаков уже известных заболеваний. На одной из ферм в течение двух недель из 1000 молодых индюшек и индюшат погибло 800. А немногим более чем за три месяца на фермах, специализировавшихся на разведении индюшек, их количество уменьшилось на сто с лишним тысяч.

В расследовании причин заболевания приняли участие лаборатория судебной экспертизы Скотленд-Ярда, Общество охраны животных и многие другие организации. Сразу же возникло подозрение на отравление птичьего корма, который и стали проверять в первую очередь на содержание опасных химических веществ, ядов и различных болезнетворных организмов. Все эти испытания дали отрицательные результаты. Тогда обратили внимание на то, что все вспышки болезни «икс», как ее называли, происходили на фермах, которым поставляли корм две фабрики, добавлявшие, как выяснилось, в корм муку из земляных орехов (арахиса), вывезенных из Бразилии.

Стало известно, что в Кении погибали подобным же образом утята, которым давали корм

с добавкой земляных орехов, привезенных из Уганды. И тогда научные сотрудники Лондонского института тропических культур установили, что токсин в больших количествах вырабатывается грибом *A. flavus*, быстро развивающимся на земляных орехах в условиях высокой влажности и умеренно высокой температуры тропиков и субтропиков. Токсическое вещество назвали афлатоксин (от начальных букв названия гриба). Позже выяснилось, что это не одно вещество, а целый комплекс (B_1 , B_2 , C_1 , C_2). Впоследствии был установлен и канцерогенный характер токсина.

Это открытие имеет, помимо медицинского, большое экономическое значение, поскольку во многих районах мира возделывание земляного ореха — одна из основных отраслей хозяйства. Некоторые из стран Африки почти целиком зависят от производства и экспорта земляного ореха и получаемого из него масла. В связи с этим обеспечение надлежащего хранения этого продукта приобретает первостепенное значение, тем более, что последующие опыты показали, во-первых, что афлатоксин оказывает вредное действие (токсическое и канцерогенное) на широкий круг животных, не исключая, по-видимому, и человека, а во-вторых, что и многие другие грибы, развивающиеся на хранящихся продуктах, особенно на земляных орехах, льняном и хлопковом семенах, ливере, рыбе и т. п., тоже продуцируют токсические вещества и могут стать причиной тяжелых заболеваний.

Нельзя не остановиться подробнее на представителе другой группы аспергиллов (группы *A. fumigatus*) — *A. fumigatus*, который часто может быть причиной тяжелых заболеваний животных и человека. У этого гриба известно два типа колоний: пушистые, в которых хорошо развит воздушный белый мицелий и слабо представлено конидиальное спороношение, придающее колонии нежно-голубоватый оттенок, и бархатистые — с мицелием в субстрате и обильным конидиальным спороношением, имеющим густую голубовато-зеленую окраску. При рассматривании колонии под малым увеличением микроскопа видно, что цепочки конидий на каждом конидиеносце образуют все вместе плотную колонку. На поверхности вздутия конидиеносца имеются только фиалиды, покрывающие главным образом его верхнюю часть.

A. fumigatus встречается в почве, развивается на фураже, на различных семенах и зерновых продуктах при хранении, на шерсти, хлопке и т. п. Разрушение этих материалов обычно сопровождается значительным повышением температуры. В компостах, например, при высокой температуре (до 50 °C) *A. fumigatus* составляет примерно 70% от общего количества обнаруживаемых там грибов. Можно сказать, что это самые термофильные грибы среди аспергиллов. Вероят-

но, как раз этим свойством объясняется то, что *A. fumigatus* чаще других аспергиллов встречается как паразит животных и человека. Именно он основной паразит домашних и диких птиц, у которых поражает дыхательные пути. У людей этот гриб вызывает легочный аспергиллез, хроническую эмфизему легких и аллергии с симптомами ангины, но чаще бывает причиной тяжелых отомикозов.

A. fumigatus образует токсин, оказывающий гемолитическое и антигенное действие. Экстракт из мицелия этого вида раздражающе действует на кожу и почки.

Аспергилл дымящий (*A. fumigatus*) продуцирует антибиотик фумагиллин, активный против стафилококкового бактериофага и, главное, обладающий лечебными свойствами против амёбной дизентерии, нозематоза пчел, активно тормозящий развитие ряда перевивных опухолей. В лаборатории антибиотиков МГУ под руководством З. Э. Беккер и А. Б. Силаева был получен отечественный препарат кристаллического фумагиллина.

Из мицелия *A. fumigatus* выделен алкалоид фестуклавин, используемый в медицине и ранее получаемый только из спорыньи (*Claviceps purpurea*), и два новых алкалоида — фумигаклавины А и В.

В последнее время грибу *A. fumigatus* приписывают активную роль в разрушении хитиновых веществ в почве. Широкое распространение штаммов этого гриба в различных условиях, многообразная биохимическая деятельность, свойственная ему, особенно в условиях повышенных температур, большая стойкость (мицелий и споры могут сохранять жизнеспособность после пребывания в течение 6—8 мин в 60%-ном спирте) обуславливают возрастающий интерес к изучению этой группы.

Широко растущие темно-зеленые бархатистые колонии *A. nidulans* из группы того же названия также довольно часто обнаруживаются на различных материалах растительного происхождения. Иногда он выделяется из почвы и из тканей животных и человека, развиваясь главным образом в легких и воздушных мешках дышат, легких лошадей, в ушных проходах животных и человека.

Многие виды группы *A. nidulans* образуют ярко-желтые клейстотеции, резко выделяющиеся на темном фоне колонии. В зависимости от соотношения количества клейстотециев и конидиального споронотения окраска колоний меняется от темно-зеленой, если преобладает конидиальное споронотение, до ярко-желтой в случае массового развития клейстотециев. Аскоспоры видов этой группы пурпурно-красные. В колониях обычно присутствуют и толстостенные клетки в виде крупных желтых скоплений.

Особо следует указать, что группа *A. nidulans* занимает второе место после видов рода *нейро-*

спора (*Neurospora*) в генетике грибов. Получено большое количество мутантов, изучают механизм образования митотических рекомбинаций и факторов, определяющих эти процессы, образование гетерокарионов, цитоплазматическую наследственность и т. д.

A. nidulans и полученные из диких штаммов мутанты используют для изучения углеводного, азотного и других типов обмена.

Очень интересна и своеобразна группа *A. versicolor*. Для ее представителей характерно образование узкорастущих, выпуклых, плотных колоний, различных желтовато-зеленых или синеватых оттенков в конидиальной зоне, часто с розовыми тонами в зоне мицелиального роста. Нижняя сторона колонии бывает ярко-красная или вишнево-красная. Такого же цвета пигмент выделяется в среду вокруг колоний.

Наиболее распространены виды *A. versicolor* и *A. sydowii*. Они выделяются из почв, особенно южного происхождения, развиваются на зерне, сыре и других продуктах, на различных материалах разного оборудования, автопокрытиях и обивке машин, особенно в условиях тропиков и субтропиков. Выделяя пигмент, они портят некоторые изделия, образуя на них ярко окрашенные пятна в тех участках, где развивались колонии.

Гриб *A. versicolor* преобладал на пшенице, импортируемой в Италию из Аргентины, США, Сирии и других стран. В музеях многих городов этот гриб был обнаружен на станковой и монументальной живописи. В библиотеках, где 80% повреждений переплетов из дерматина, коленкора или кожи вызывались аспергиллами, он встречается чаще других грибов. Борьба с такого рода повреждениями затрудняется тем, что гриб проявляет устойчивость к большинству антисептиков. Благодаря этому свойству его широко используют при изучении средств, употребляемых для защиты от грибов различных промышленных изделий (например, оптических инструментов, пластических масс и пр.), для оценки устойчивости бумаги к плесневению, для определения эффективности фумигации и других видов обработки почв вегетационных домиков и т. д.

Мы кратко осветили значение только некоторых видов аспергиллов. Однако сказанного достаточно, чтобы представить себе ту огромную роль в природе и хозяйственной деятельности человека, которую они выполняют. Свойственная грибам этого рода широкая экологическая амплитуда дает возможность для развития тех или иных видов при различных условиях окружающей среды. Например, известно, что большинство грибов, в том числе и аспергиллы, активно растут на органических материалах при низких значениях рН. Оказывается, некоторые из них (*A. clavatus*) не только способны переносить сильное подщелачивание среды, но и сами вызывают это подщелачивание, при

котором большинство грибов развиваться не могут. Благодаря этой особенности виды группы *A. clavatus* часто образуют плесневые налеты на животных тканях.

Многим аспергиллам свойствен ксерофитизм. Так, некоторые представители самой большой по количеству видов группы *A. glaucus* (*A. repens*, *A. ruber*, *A. amstelodami*) и группы *A. ustus* хорошо развиваются на зерне и других продуктах, на текстильных изделиях, изоляционных материалах и иных субстратах при низком уровне влажности.

Широкий набор ферментов позволяет аспергиллам осваивать самые разнообразные субстраты. Антибиотические вещества, продуцируемые ими, обеспечивают успешную борьбу с возможными конкурентами. Это создает предпосылки для использования некоторых видов при разработке мер биологической борьбы с фитопатогенными организмами.

Род Пеницилл (*Penicillium*)

Грибы рода *пеницилл* (*Penicillium*) по праву занимают первое место по распространению среди гифомицетов. Естественный резервуар их — почва, причем они, будучи в большинстве своем космополитами, в отличие от аспергиллов, приурочены больше к почвам северных широт.

Как и аспергиллы, они наиболее часто обнаруживаются в виде плесневых налетов, состоящих в основном из конидиеносцев с конидиями, на самых разных субстратах, главным образом растительного происхождения.

Представители этого рода были обнаружены одновременно с аспергиллами благодаря их в общем сходной экологии, широкому распространению и морфологическому сходству.

Мицелий пенициллов в общих чертах не отличается от мицелия аспергиллов. Он бесцветный, многоклеточный, ветвящийся. Основное различие между этими двумя близкими родами заключается в строении конидиального аппарата. У пенициллов он более разнообразен и представляет собой в верхней части кисточку различной степени сложности (отсюда его русское название «кистевик»). На основе строения кисточки и некоторых других признаков (морфологических и культуральных) в пределах рода установлены секции, подсекции и серии.

Самые простые конидиеносцы у пенициллов несут на верхнем конце только пучок фиалид, образующих цепочки конидий, развивающихся базипетально, как у аспергиллов. Такие конидиеносцы называют одномутовчатыми или моновертициллатными (секция *Monoverticillata*, рис. 255). Более сложная кисточка состоит из метел, т. е. более или менее длинных клеток, расположенных на вершине конидиеносца, а на каждой из них находится по пучку, или мутовке, фиалид.

При этом метулы могут быть или в виде симметричного пучка, или в небольшом количестве и тогда одна из них как бы продолжает основную ось конидиеносца, а другие располагаются на нем не симметрично. В первом случае они называются симметричными (секция *Biverticillata-symmetrica*), во втором — асимметричными (секция *Asymmetrica*). Асимметричные конидиеносцы могут иметь еще более сложное строение: метулы тогда отходят от так называемых веточек. И наконец, у немногих видов как веточки, так и метулы могут быть расположены не в один «этаж», а в два, три и больше. Тогда кисточка оказывается как бы многоэтажной, или многомутовчатой (секция *Polyverticillata*). У некоторых видов конидиеносцы объединяются в пучки — коремии, особенно хорошо развитые в подсекции *Asymmetrica-Fasciculata*. Когда коремии преобладают в колонии, их можно видеть невооруженным глазом. Иногда они бывают высотой 1 см и больше. Если в колонии коремии слабо выражены, то она имеет мучнистую или зернистую поверхность, чаще всего в краевой зоне.

Детали строения конидиеносцев (гладкие они или шиповатые, бесцветные или окрашенные), размеры их частей могут быть различны в разных сериях и у разных видов, так же как форма, строение оболочки и размеры зрелых конидий (рис. 256).

Так же как у аспергиллов, у некоторых пенициллов имеется высшее споронотение — сумчатое (половое). Сумки так же развиваются в клейстотециях, похожих на клейстотеции аспергиллов. Эти плодовые тела были впервые описаны в работе О. Брелъда (1874).

Интересно, что у пенициллов существует та же закономерность, которая отмечена для аспергиллов, а именно: чем проще строение конидиеносного аппарата (кисточки), тем у большего числа видов мы находим клейстотеции. Таким образом, чаще всего они обнаруживаются в секциях *Monoverticillata* и *Biverticillata-symmetrica*. Чем сложнее кисточка, тем меньше в этой группе встречается видов с клейстотециями. Так, в подсекции *Asymmetrica-Fasciculata*, характеризующейся особенно мощными конидиеносцами, объединенными в коремии, почти нет видов с клейстотециями. Из этого можно заключить, что эволюция пенициллов шла в направлении усложнения конидиеносного аппарата, возрастающей продукции конидий и угасания полового размножения. По этому поводу можно высказать некоторые соображения. Так как у пенициллов, как и у аспергиллов, имеется гетерокариозис и парасексуальный цикл, то эти особенности представляют собой ту базу, на основе которой могут возникать новые формы, приспосабливающиеся к разным экологическим условиям и способные вызывать новые жизненные пространства для особой вида и обеспечивать его процветание. В соединении с тем огромным количеством конидий,

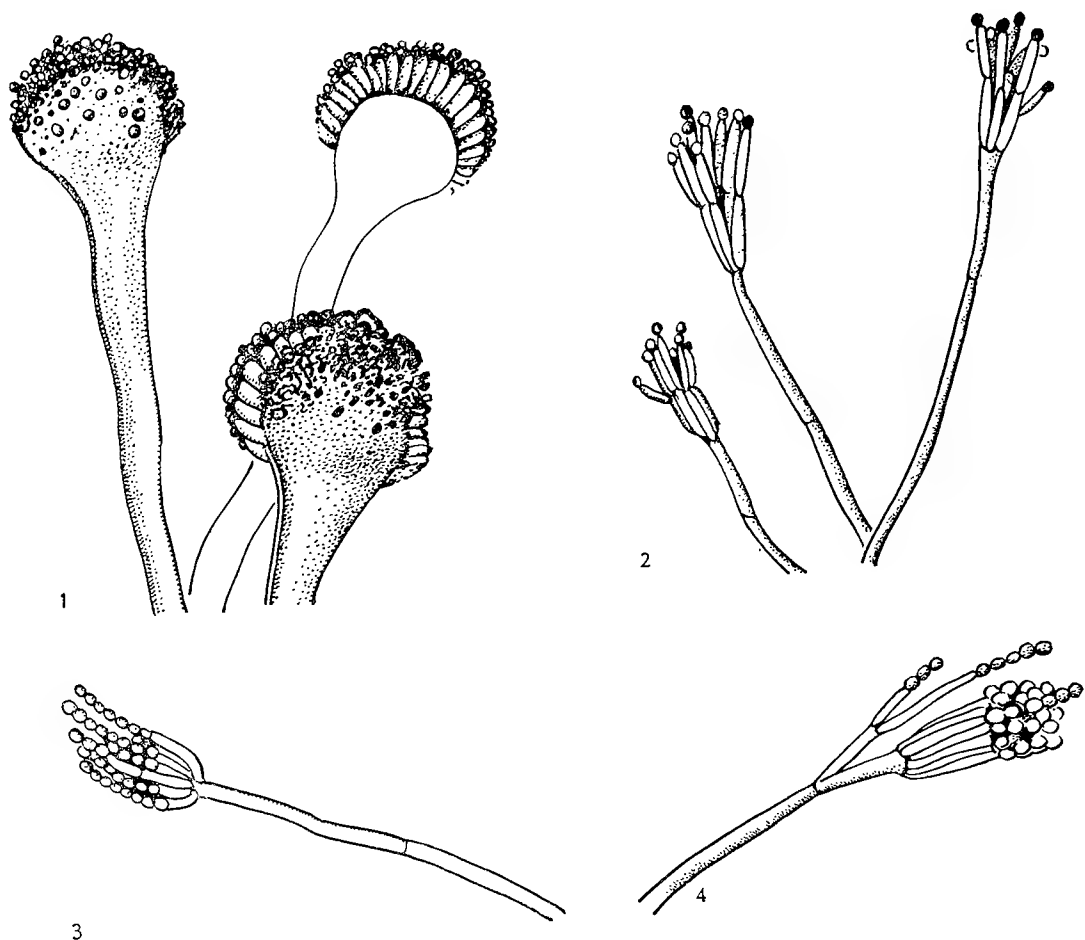


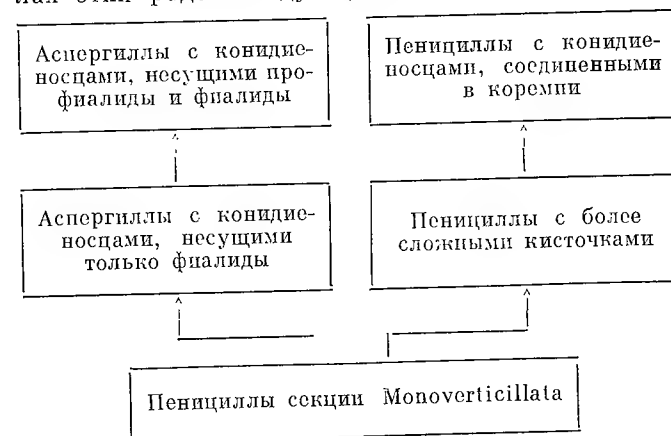
Рис. 256. Конидиеносцы аспергиллов и пенициллов:
1 — аспергилл дымящий (*Aspergillus fumigatus*); 2 — пеницилл тлеющий (*Penicillium purpurogenum*); 3 — пеницилл Тома (*P. thomii*); 4 — пеницилл зеленоватый (*P. viridicatum*).

которые возникают на сложном конидиеносце (оно измеряется десятками тысяч), в то время как в сумках и в клейстотециях в целом количество спор несоизмеримо меньше, общая продукция этих новых форм может быть очень велика. Таким образом, наличие парасексуального цикла и эффективного образования конидий, по существу, обеспечивает грибам ту выгоду, которую другим организмам доставляет половой процесс по сравнению с бесполом или вегетативным размножением.

В колониях многих пенициллов, как у аспергиллов, имеются склероции, служащие, по-видимому, для перенесения неблагоприятных условий.

Таким образом, в морфологии, онтогенезе и других особенностях аспергиллов и пенициллов имеется очень много общего, что позволяет предполагать их филогенетическую близость. Некоторые пенициллы из секции *Monoverticillata* имеют сильно расширенную верхушку конидиеносца, напоминающую вздутие конидиеносца аспергил-

лов. Поэтому можно представить себе отношения между этими двумя родами и эволюцию в пределах этих родов следующим образом:



Внимание к пенициллам возросло, когда у них впервые была открыта способность образовывать антибиотик пенициллин. Тогда в изучение

пенициллов включились ученые самых разнообразных специальностей: бактериологи, фармакологи, медики, химики и т. д. Это вполне понятно, так как открытие пенициллина было одним из выдающихся событий не только в биологии, но и в ряде других областей, особенно в медицине, ветеринарии, фитопатологии, где антибиотики нашли затем самое широкое применение. Именно пенициллин был первым открытым антибиотиком. Широкое признание и применение пенициллина сыграло большую роль в развитии науки, так как ускорило открытие и введение в лечебную практику других антибиотических веществ.

Лечебные свойства плесеней, образуемых колониями пенициллов, были впервые отмечены русскими учеными В. А. Манассеиным и А. Г. Полотебновым еще в 70-х гг. прошлого века. Они использовали эти плесени для лечения кожных заболеваний и сифилиса.

В 1928 г. в Великобритании профессор А. Флеминг обратил внимание на одну из чашек с питательной средой, на которую была посеяна бактерия стафилококк. Колония бактерии перестала расти под действием попавшей из воздуха и развивавшейся в этой же чашке сине-зеленой плесени. Флеминг выделил гриб в чистую культуру, назвав его *Penicillium notatum*, и продемонстрировал его способность продуцировать бактериостатическое вещество, которое он назвал пенициллином. Флеминг рекомендовал использовать это вещество и отметил, что его можно применять в медицине. Однако значение пенициллина стало очевидным в полной мере лишь в 1941 г. Флори, Чейн и другие ученые описали методы получения, очистки пенициллина и итоги первых клинических испытаний этого препарата. После этого была намечена программа дальнейших исследований, включавшая поиски более подходящих сред и способов культивирования грибов и получения более продуктивных штаммов.

Можно считать, что именно с работ по повышению продуктивности пенициллов началась история научной селекции микроорганизмов.

Еще в 1942—1943 гг. было установлено, что способность продуцировать большое количество пенициллина обладают также некоторые штаммы другого вида — *P. chrysogenum* (табл. 43). Активные штаммы были выделены в СССР в 1942 г. профессором З. В. Ермольевой с сотрудниками. Много продуктивных штаммов выделено и за рубежом.

Вначале пенициллин получали, используя штаммы, выделенные из различных природных источников. Затем были отобраны изоляты, дававшие более высокий выход пенициллина, сначала в условиях поверхностной, а потом и погруженной культуры в особых чанах — ферментерах. Был получен мутант Q-176, отличающийся еще более высокой продуктивностью, который

и использовался для промышленного получения пенициллина. В дальнейшем на основе уже этого штамма были селекционированы еще более активные варианты. Работа по получению активных штаммов ведется непрерывно. Высокопродуктивные штаммы получают преимущественно при помощи сильнодействующих факторов (рентгеновские и ультрафиолетовые лучи, химические мутагены).

Лечебные свойства пенициллина очень разнообразны. Он действует на гноеродные кокки, гонококки, анаэробные бактерии, вызывающие газовую гангрену, в случаях различных абсцессов, карбункулов, раневых инфекций, остеомиелита, менингита, перитонита, эндокардитов и дает возможность спасти жизнь больных, когда другие лечебные препараты (в частности, сульфамидные) бессильны.

В 1946 г. удалось осуществить синтез пенициллина, который был идентичен природному, полученному биологическим путем. Однако современная пенициллиновая промышленность базируется на биосинтезе, так как он дает возможность массового изготовления дешевого препарата.

Из секции *Monoverticillata* наиболее распространен *P. frequentans*. Он образует на питательной среде широко растущие бархатистые зеленые колонии с красновато-коричневой нижней стороной. Цепочки конидий на одном конидиеносце обычно соединены в длинные колонки, хорошо видимые при малом увеличении микроскопа. *P. frequentans* продуцирует ферменты пектиназу, используемую для просветления фруктовых соков, и протеиназу. При низкой кислотности среды этот гриб, как и близкий к нему *P. stipulosum*, образует глюконовую кислоту, а при более высокой кислотности — лимонную.

Из лесных почв и подстилки главным образом хвойных лесов разных мест земного шара выделяется обычно *P. thomii* (рис. 256, табл. 43), легко отличимый от других пенициллов секции *Monoverticillata* наличием розовых склероциев. Штаммы этого вида отличаются высокой активностью в разрушении танина. Они образуют также пенициллиновую кислоту — антибиотик, действующий на грамположительные и грамотрицательные бактерии, микобактерии, актиномицеты, на некоторые растения и животных.

Многие виды из той же секции *Monoverticillata* были выделены с предметов военного снаряжения, с оптических инструментов и других материалов в условиях субтропиков и тропиков.

С 1940 г. в странах Азии, особенно в Японии и Китае, известно тяжелое заболевание людей под названием «отравление от желтого риса». Оно характеризуется сильным поражением центральной нервной системы, двигательных нервов, расстройством сердечно-сосудистой системы и органов дыхания. Причиной заболевания оказался гриб *P. citreo-viride*, выделяющий токсин цитрео-

виридин. В связи с этим было высказано предположение, что при заболевании людей бери-бери наряду с авитаминозом имеет место и острый микотоксикоз, что впоследствии подтвердилось.

Не меньшее значение имеют представители секции *Biverticillata-symmetrica*. Они выделяются из различных почв, из растительных субстратов и промышленных изделий в условиях субтропиков и тропиков.

Многие из грибов этой секции отличаются яркой окраской колоний и выделяют пигменты, диффундирующие в окружающую среду и окрашивающие ее. При развитии этих грибов на бумаге и бумажных изделиях, на книгах, предметах искусства, текстильных покрытиях, обивках автомобилей образуются цветные пятна. Один из основных грибов на бумаге и книгах — *P. purpurogenum*. Его широко растущие бархатистые желтовато-зеленые колонии обрамлены желтой каймой растущего мицелия, а нижняя сторона колонии имеет пурпурно-красную окраску. Красный пигмент выделяется и в окружающую среду.

Иногда *P. purpurogenum* паразитирует на растениях, в частности на корнях проростков кукурузы, на грибах аспергиллах, поселяется также на личинках некоторых видов комаров. Его споры, находящиеся в воздухе, могут быть причиной аллергических явлений (астмы, сенной лихорадки). Этот гриб вызывает также нередко отомикозы. Он входит в группу почвенных грибов-токсинообразователей и, в частности, угнетает развитие в почве азотфиксирующей бактерии *Azotobacter chroococcum*.

Особенно большое распространение и значение среди пенициллов имеют представители секции *Asymmetrica*.

Выше уже говорилось о продуцентах пенициллина — *P. chrysogenum* и *P. notatum*. Они встречаются в почве и на различных органических субстратах. Макроскопически их колонии сходны. Они имеют зеленую окраску, и для них, как и для всех видов серии *P. chrysogenum*, характерно выделение на поверхности колонии эксудата желтого цвета и такого же пигмента в среду (табл. 43).

Можно добавить, что эти виды вместе с пенициллином часто образуют эргостерол.

Очень большое значение имеют пенициллы из серии *P. roqueforti*. Они обитают в почве, но преобладают в группе сыров, характеризующихся «мраморностью». Это сыр «Рокфор», родиной которого является Франция; сыр «Горгонцولا» из Северной Италии, сыр «Стилтон» из Великобритании и др. Всем этим сырам свойственны рыхлая структура, специфический вид (прожилки и пятна голубовато-зеленого цвета) и характерный аромат. Дело в том, что соответствующие культуры грибов используются в определенный момент процесса изготовления сыров. *P. roqueforti* и родственные виды способны расти

в рыхло спрессованном твороге потому, что хорошо переносят пониженное содержание кислорода (в смеси газов, образующихся в пустотах сыра, его содержится меньше 5%). Кроме того, они устойчивы к высокой концентрации соли в кислой среде и образуют при этом липолитические и протеолитические ферменты, воздействующие на жировые и белковые компоненты молока. В настоящее время в процессе изготовления указанных сыров применяют селекционированные штаммы грибов.

Из мягких французских сыров — «Камамбер», «Бри» и др. — выделены *P. camamberti* и *P. caseicola*. Оба эти вида так давно и настолько адаптировались к своему специфическому субстрату, что из других источников почти не выделяются. В заключительной стадии изготовления сыров «Камамбер» или «Бри» творожную массу помещают для созревания в специальную камеру с температурой 13—14 °C и влажностью 55—60%, воздух которой содержит споры соответствующих грибов. В течение недели вся поверхность сыра покрывается пушистым белым налетом плесени толщиной 1—2 мм. Примерно в течение десяти дней плесневый налет приобретает голубоватый или зеленовато-серый цвет в случае развития *P. camamberti* или остается белым при преимущественном развитии *P. caseicola*. Масса сыра под воздействием ферментов грибов приобретает сочность, маслянистость, специфические вкус и аромат.

Кроме указанных пенициллов, используемых человеком в столь различных направлениях, среди представителей секции *Asymmetrica* имеется много вредоносных. Так, большой экономический ущерб причиняют *P. digitatum* и *P. italicum*, вызывающие гниение плодов цитрусовых. Часто обе гнили встречаются вместе, но они легко различимы, особенно в начале образования плесневых налетов. *P. digitatum* — раневой паразит, т. е. в здоровые, неповрежденные плоды его мицелий проникнуть не может. При благоприятных условиях он очень быстро распространяется по поверхности плодов, покрывая их в течение трех-четырех дней зеленовато-оливковым плотным налетом конидий. Пораженные плоды очень быстро сохнут на воздухе, сморщиваются и покрываются углублениями и мумифицированной коркой грязно-оливково-коричневого цвета («зеленая гниль» плодов цитрусовых).

P. digitatum выделяет этилен, вызывающий более быстрое созревание здоровых плодов цитрусовых, находящихся поблизости от плодов, пораженных этим грибом.

P. italicum представляет собой сине-зеленую плесень, вызывающую мягкую гниль плодов цитрусовых. Этим грибом чаще поражаются апельсины и грейпфруты, чем лимоны, в то время как *P. digitatum* развивается с равным успехом на лимонах, апельсинах и грейпфрутах. При интен-

сивном развитии *P. italicum* плоды быстро теряют свою форму и покрываются пятнами слизи.

Конидиеносцы *P. italicum* часто соединяются в коремии, и тогда плесневый налет приобретает зернистость.

Оба гриба имеют приятный запах.

В почве и на различных субстратах (зерне, хлебе, промышленных товарах и т. п.) часто встречается *P. expansum* (табл. 43). Но особенно известен он как причина быстро развивающейся мягкой коричневой гнили яблок. Потери яблок от этого гриба при хранении составляют иногда 85—90%. Конидиеносцы этого вида также образуют коремии. Массы спор его, присутствующие в воздухе, могут вызывать аллергические заболевания.

Некоторые виды коремияльных пенициллов приносят большой вред цветоводству. *P. solanum-biferum* выделяется с луковиц тюльпанов в Голландии, гиацинтов и нарциссов в Дании. Установлена также патогенность *P. gladioli* для луковиц гладиолусов и, по-видимому, для других растений, имеющих луковицы или мясистые корни.

Большое значение из коремияльных грибов имеют пенициллы из серии *P. viridicatum*. Они широко распространены в почве и на органических субстратах, часто выделяются с зерна и зерновых продуктов, с промышленных товаров в разных зонах земного шара и отличаются высокой и разнообразной активностью.

P. viridicatum принадлежит к одним из самых сильных токсинообразователей в почве.

Некоторые пенициллы секции *Asymmetrica* (*P. nigricans*) образуют антигрибной антибиотик гризеофульвин, который показал хорошие результаты в борьбе с некоторыми болезнями растений. Его можно использовать для борьбы с грибами, вызывающими заболевания кожи и волосных луковиц у людей и животных.

По-видимому, наиболее процветающими в природных условиях оказываются представители секции *Asymmetrica*. Они имеют более широкую экологическую амплитуду, чем другие пенициллы, лучше других переносят пониженную температуру (*P. ruberulum*, например, может образовывать плесневые налеты на мясе в холодильниках) и относительно меньшее содержание кислорода. Многие из них встречаются в почве не только в поверхностных слоях, но и на значительной глубине, особенно коремияльные формы. Для некоторых видов, например, для *P. chrysogenum*, установлены очень широкие температурные границы (от —4 до +33 °C).

Имея широкий набор ферментов, пенициллы заселяют различные субстраты и принимают самое активное участие в аэробном разрушении растительных остатков.

Использование продуктов обмена веществ пенициллов далеко не исчерпано, и дальнейшее изучение, без сомнения, откроет новые возмож-

ности их применения в различных отраслях народного хозяйства.

ГИФОМИЦЕТЫ — ПАРАЗИТЫ РАСТЕНИЙ

Среди гифомицетов известны многие паразиты, вызывающие заболевания растений (фитопаразиты). Некоторые из них могут быть причиной значительных потерь урожая возделываемых растений (пирикуляртиоз риса, церкоспороз сахарной свеклы и др.). Чаще всего эти грибы образуют на листьях, стеблях или других органах некроз — пятнистость разного цвета. Некоторые гифомицеты бывают причиной сосудистых заболеваний, приводящих к увяданию растений (вилт хлопчатника и др.), гниению растительных тканей (корневая гниль злаков, фузариозная, или сухая, гниль клубней картофеля, серая гниль цветков, кочанов капусты).

Род Ботритис (Botrytis)

Грибы, относящиеся к роду *botrytis* (*Botrytis*), паразитируют на растениях, вызывая серую гниль различных частей их. При этом ботритис образует обильный серый налет, состоящий из мицелия и бесцветных или слабо-дымчатых одноклеточных конидий, размером примерно около 10 мкм. Отсюда и название болезни — серая гниль. Кроме конидий и мицелия, у многих видов есть также склеротии, после перезимовки или прорастающие в мицелий, или у некоторых форм развивающиеся плодовые тела — апотеции с сумками и аскоспорами. Развитию плодовых тел предшествует половой процесс.

Центральное место в роде ботритис занимает многоядный паразит *botrytis серый* (*B. cinerea*) — возбудитель серой гнили многих растений. Особенно опасна серая гниль ягод винограда и земляники, кагатная гниль, поражающая сахарную свеклу во время хранения в кагатах, серая гниль кочанов капусты, стеблевая гниль гречихи, конопля и ряда других растений, гниль плодов тыквенных растений и некоторые другие. При высокой влажности этот гриб вызывает серую гниль цветков многих декоративных растений — пионов, гладиолусов и других, особенно при выращивании цветов в оранжереях.

Возбудитель серой гнили (табл. 45) — космополит, паразитирующий на разных растениях, относящихся к 45 семействам, растущих в большинстве районов земного шара. Но, вероятно, в составе популяции этого вида гриба существуют формы или расы, преимущественно поражающие какой-то определенный вид растений, а может быть, приуроченные к той или иной климатической зоне. Во всяком случае, одна из форм этого гриба — активный возбудитель гниения корней сахарной свеклы во время хранения слабо поражает ягоды винограда. По-видимому, только некоторые

формы возбудителя серой гнили образуют сумчатую стадию.

Ботритис серый живет в почве на растительных остатках, в виде мицелия и склероциев. Так как гриб может развиваться на отмерших частях многих растений, то источников заражения им в природе всегда много. Развитие гриба весной чаще всего начинается с разрастания мицелия и образования конидий на склероциях или на зараженных растительных остатках, на которых зимовал мицелий гриба. Конидии гриба инфицируют восприимчивые части растений.

У некоторых форм (или рас) склероции при прорастании образуют сумчатую стадию, и тогда растения заражаются аскоспорами. В нашей стране способность возбудителя серой гнили образовывать сумчатую стадию впервые обнаружена М. А. Кублицкой в Крыму у формы гриба, вызывающего серую гниль ягод и других частей растений виноградной лозы.

Особенности паразитизма у возбудителей серой гнили весьма своеобразны. Для того чтобы вызвать поражение живых тканей растений, он должен сначала поселиться хотя бы на небольшом участке отмершей ткани. После этого своими токсическими выделениями гриб отравляет соседние живые клетки, затем проникает туда и использует их для своего питания, отравляя тем временем следующую группу расположенных рядом живых клеток, постепенно захватывая все новые и новые живые ткани. Токсины паразита как бы идут впереди, подготавливая почву для его питания. Поэтому возбудителя серой гнили часто называют «паразитом теплого трупа», имея в виду, что он непосредственно для питания использует только что убитые им самим ткани.

Поражение винограда серой гнилью начинается уже весной с развитием гриба на отмерших частях цветка (тычинки и т. п.), отмерших участках листовой пластинки, погибших усиках и т. п. Через некоторое время гриб переходит на живые ткани указанным выше способом.

Серая гниль широко распространена почти во всех районах виноградарства. Для борьбы с серой гнилью винограда применяют опрыскивание виноградников химикатами. В Молдавии выведены сорта винограда, устойчивые к серой гнили.

Во влажные годы от серой гнили гибнет много ягод земляники, иногда до 40—60%. У земляники, кроме ягод, серая гниль поражает бутоны, плодоножки и листья, на которых развиваются мокнувшие пятна с характерным серым налетом. Ягоды могут заражаться из почвы, причем сначала заболевают те, которые ближе расположены к земле, а уже от них ягоды верхних ярусов. Гриб может развиваться сначала на остатках лепестков и тычинок, а уже оттуда через цветоложе грибка его проникает в ягоды. Земляника сильнее поражается серой гнилью в загущенных посадках и во время дождливой прохладной погоды.

Для борьбы с серой гнилью земляники нужно уничтожать остатки отмерших растений осенью или весной. Хорошие результаты дает комбинированное применение биологического препарата триходермина при внесении его в почву весной, а затем опрыскивание растений 1%-ным раствором препарата ТМТД в начале цветения.

Интересный гриб, поражающий цветки красного клевера, открыл в 1914 г. А. С. Бондарцев. Он назвал его *ботритис цветолобивый* (*B. anthophila*), а болезнь — *цветочной плесенью*. У больных растений пыльники покрываются серой плесенью, состоящей из бесцветных одноклеточных конидий возбудителя болезни. Сами растения внешне здоровы, заболевают лишь цветки. Споры гриба разносятся ветром или насекомыми. Попадая на рыльца здоровых цветков, конидии прорастают и грибка, продвигаясь по столбику, проникает в завязь, сохраняясь в семенах до будущего года. Зараженные семена вырастают больные растения, внутри их тканей развивается грибка, проникающая в конечном итоге в генеративные органы и вызывающая поражение цветков. Через зараженные части цветков грибка может проникать в стебли и зимовать в их основании, после отрастания растений развиваться внутри тканей, а достигнув точки роста, вызывать поражение новых цветков. Гриб приносит большой вред семеноводству клевера. Для борьбы с ним надо сортировать семена, освобождаясь от щуплых, а также протравливать их гранозаном.

Возбудитель цветочной плесени поражает, кроме культурных, также и дикie клевера, от которых возможно заражение культивируемых растений. Поэтому дикорастущие клевера следует скашивать до их цветения.

Весьма вредоносную болезнь лука — *шейковую гниль* — вызывает гриб *ботритис луковый* (*B. allii*). Он поражает луковицы, а иногда также цветоносные побеги и соцветия семенников. У луковиц обычно загнивает шейка или донце, а затем и вся луковица. Пораженные ткани покрываются серой плесенью, состоящей из массы мицелия и одноклеточных бесцветных конидий гриба. Позднее на больных луковицах развиваются черные склероции, часто сливающиеся в сплошную черную корочку. Пораженные луковицы гибнут. Лук заражается шейковой гнилью еще в поле. Однако основной вред болезнь приносит во время хранения лука. Источником заражения здоровых луковиц служит главным образом посадочный материал. Это связано с тем, что среди высаживаемых луковиц всегда попадает хотя бы небольшое количество зараженных шейковой гнилью.

Попав непосредственно в почву, возбудитель шейковой гнили там довольно быстро гибнет, так как очень чувствителен к воздействию поч-

венных микроорганизмов. Этот гриб зимует в зараженных луковицах. Затем уже в поле происходит перезаражение здоровых растений. Гриб сначала развивается за счет отмерших или отмирающих частей растений и, проникая в шейку, не вызывает первоначально ее загнивания. Болезнь начинает проявляться лишь через месяц-полтора после закладки лука на хранение. На уже зараженных еще в поле луковицах болезнь быстро прогрессирует, а от развивающихся на них спор заражаются и здоровые луковицы.

Заражение лука шейковой гнилью в поле скорее всего происходит при высокой влажности почвы, во влажную погоду и на тяжелых суглинистых почвах. Быстрое подсыхание листьев препятствует проникновению гриба в шейку луковицы. Поэтому для борьбы с шейковой гнилью надо применять мероприятия, ускоряющие вызревание лука, проводить просушку лука после уборки до подсыхания листьев, подсыхшие листья обрезать. Важно также соблюдать режим хранения. Температура в хранилищах должна быть 0—3 °C, влажность — 75—80%.

Грибы из рода ботритис приносят большой вред цветоводству, особенно луковичным растениям. На луковицах и других частях растений тюльпанов паразитирует гриб *ботритис тюльпанный* (*B. tulipae*), на нарциссах — *ботритис нарциссовый* (*B. narcissicola*). Особенно опасно загнивание луковиц этих растений во время хранения и транспортировки. Поражаются паразитами и вегетативные органы и цветки. Бобам сильно вредит *ботритис бобовый* (*B. fabae*), вызывающий заболевание вегетативных органов этих растений.

Род Вертицилл (Verticillium)

Для грибов рода *вертицилл* (*Verticillium*) характерны мутовчато разветвленные конидиеносцы. Боковые веточки — фиалиды — часто бутылчатой формы, заостренные на концах. На фиалидах образуются одиночно или пучками конидии, иногда склеенные слизью, но легко распадающиеся. По форме конидии очень разнообразны: шаровидные, яйцевидные, эллипсоидальные, веретеновидные. Они либо бесцветны, либо светлоокрашены. Стерильные гифы ползучие, бесцветные или окрашенные. У вертициллов есть *хламидоспоры*, *геммы*, *склероции*, *микросклероции* и *дауэрмицелий*. При помощи их грибы переносят неблагоприятные условия и сохраняют способность к дальнейшему самовоспроизведению. В числе видоизменений мицелия вертициллов некоторые авторы называют *оидии*, или *оидиоподобные образования* (рис. 257).

Хламидоспоры, геммы, склероции часто встречаются у грибов разных систематических групп; образование же дауэрмицелия и микросклероциев — явление довольно редкое. Дауэрмицелием

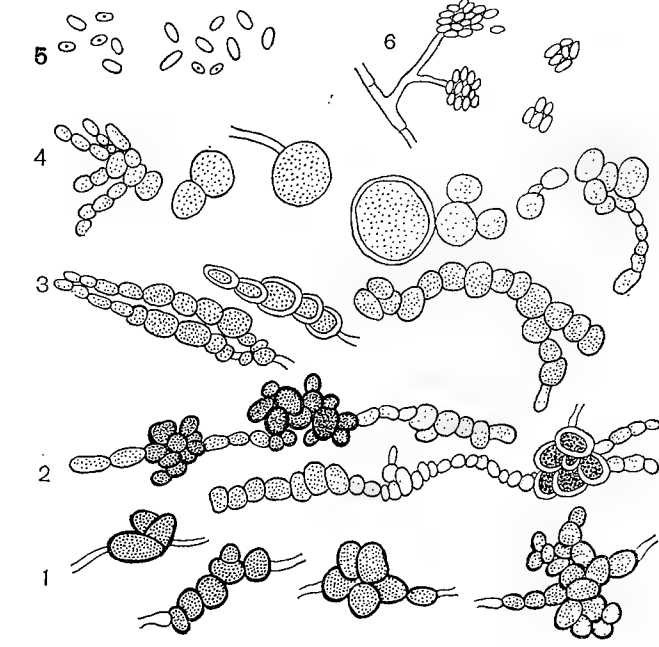


Рис. 257. Типы спороношения и покоящиеся структуры у вертициллов (*Verticillium*): 1 — микросклероции; 2 — дауэрмицелий с микросклероциями; 3 — дауэрмицелий; 4 — оидиоподобные образования; 5 — фиалидоспоры; 6 — конидиеносец и конидии.

называют темные толстостенные гифы, с возрастом уплотняющиеся. Дауэрмицелий может снова образовывать стерильные бесцветные или окрашенные гифы, либо конидиеносцы с конидиями. Микросклероции — это мелкие или крупные, иногда удлинённые, плотные ячеистые тела различной формы. Однако форма, плотность, количество и размеры их очень изменчивы и зависят от многих причин. В микросклероциях имеются два типа клеток: толстостенные темные и тонкостенные бесцветные. Функция толстостенных — защита и накопление питательных веществ для тонкостенных, а функция тонкостенных — сохранение вида (выживание его) при неблагоприятных условиях. Вероятно, с этим связано и их цитоплазматическое различие: толстостенные клетки состоят из различных цитоплазматических включений, вакуолей и не имеют морфологически дифференцированного ядра, а тонкостенные клетки содержат одно или несколько ядер.

В цикле развития грибов рода вертицилл чередуются вегетативный рост мицелия, бесполое размножение при помощи конидий и покоящиеся стадии. При наступлении благоприятных условий покоящиеся структуры (геммы, хламидоспоры, склероции, микросклероции) прорастают мицелием, на котором образуются конидиеносцы с конидиями.

Среди грибов рода вертицилл есть паразиты растений и сапротрофы. Большинство из них

приурочено к растительным субстратам (живым или гниющим). Поражая здоровые растения, некоторые виды вертициллов вызывают их увядание (вилт) или усыхание. Основным симптомом этого заболевания — потеря тургора листьями, появление темной окраски проводящих сосудов и гибель либо всего растения, либо его отдельных частей. Подобное явление может быть вызвано другими грибами, а также бактериями или недостатком влаги, но при вертициллезном поражении из больных тканей всегда выделяются колонии тех или иных вертициллов.

Гниение ягод винограда вызывает *V. ampelinum*, а желудей во время вегетации и хранения — *V. candelabrum*.

Несколько видов (до 10) рода *Verticillium* являются микофильными грибами, т. е. паразитируют на других грибах. Они могут поселяться на сыроежках, свинушках, лисичках, шампиньонах, рогатиках, дереворазрушающих грибах, представителях рода *Boletus* (*Boletus*) и других родов. На шляпках грибов появляется беловатый или розоватый войлочный мицелий, и они загнивают или засыхают, становясь непригодными к употреблению. Например, *V. psalliotae* вызывает гибель шляпочного гриба *Rhopalomyces elegans* при его промышленном разведении. Даже в споровместилищах слизевиков встречается *V. niveo-stratosum*. Этот же гриб находили и на гниющих пнях.

Многие вертициллы поселяются на коре деревьев, на сплавной и деловой древесине. Эти грибы обитают в почве, в воде стоячих и проточных водоемов. Гриб *V. aphidis* известен как паразит тлей.

Экологический спектр некоторых видов достаточно широк: часто грибы одного вида могут быть обнаружены на самых различных субстратах. Например, *V. candelabrum* найден на древесине гниющего дуба, на засохших листьях различных пород деревьев и в болотной воде, а *V. glaucum* — на сплавной и гниющей древесине, на коре деревьев, на сене, в почве. Все это свидетельствует о большой пластичности видов этого рода.

Из всего многообразия представителей рода *Verticillium* наибольшее практическое значение имеют фитопатогенные виды, особенно паразиты, вызывающие увядание растений. Они встречаются как в северных районах нашей страны, так и в южных (Молдавия, Закавказье, Средняя Азия). Эти грибы поражают важнейшие сельскохозяйственные культуры, например хлопчатник, подсолнечник, плодовые, цитрусовые и т. д.

Увядание (вилт) хлопчатника распространено во всех районах хлопкосеяния. Чаще всего первые признаки заболевания появляются в фазе бутонизации, сначала на нижних листьях, как пожелтение отдельных участков листовой пластинки между жилками. Тогда заболевшие листья поникают и опадают. Постепенно увядание охватывает

все листья. Растения приостанавливаются в росте, коробочки на них подсыхают и преждевременно раскрываются. Иногда возможно и быстрое увядание растений, когда они погибают без видимых причин заболевания. Как при хроническом течении болезни, так и при молниеносном увядании в зараженных растениях обнаруживают потемнение сосудов (табл. 45).

Побурение и потемнение сосудов проводящей системы больных растений — отличительный признак вертициллезного увядания. В пораженных сосудах обнаруживается мицелий гриба, скопление к а м е д и — гуммиобразного вещества, закупоривающего сосуды. Иногда наблюдается образование т и л л — пузыревидных выростов боковых стенок сосудов, сужающих их просветы. Подобное поражение водопроводящей сосудистой системы растения-хозяина позволило первоначально предположить, что причина увядания кроется в закупорке сосудов мицелием гриба, что препятствует продвижению воды и питательных веществ. Впоследствии эта гипотеза уступила место мнению о токсической природе вилта растений. Продуцируемые возбудителем токсины нарушают физиологические процессы в растении, влияя на различные стороны его обмена веществ, что приводит к гибели растения. Относительно природы токсинов существуют различные предположения.

Широко распространено вертициллезное увядание плодовых культур. В пределах СССР на них зарегистрировано 13 паразитных и сапротрофных видов вертицилла. Кроме *V. albo-artum* и *V. dahliae* паразитами плодовых деревьев являются *V. cornicolor*, *V. ibericum*, *V. nigrescens* и др.

Ареал заболевания охватывает территорию между 30 и 35° северной и южной широты. Оно может встречаться в умеренном (США, юг Канады, Франция, Молдавская ССР), субтропическом (Калифорния, Югославия, Грузинская ССР) и тропическом поясах (некоторые районы Австралии). Наиболее часто болезнь охватывает насаждения косточковых плодовых деревьев (персик, абрикос, миндаль, слива, рис. 258) и значительно реже встречается на семечковых породах (яблоня, груша). Обычно вилт проявляется в середине лета, когда у пораженных деревьев начинают желтеть и опадать листья с плодовых веточек у основания скелетных ветвей. Впоследствии хлороз распространяется на молодой прирост и на всю крону. Внешним признакам вертициллезного усыхания сопутствует некроз древесины. Он заметен не только на поперечных, но и на продольных срезах, в виде прерывистых или сплошных темных широких полос.

Вертициллезным увяданием могут поражаться плодовые деревья в любом возрасте, но наиболее восприимчивы молодые посадки (от двух до пяти лет). Заболевание бывает чаще распространено очагами.

Основной возбудитель увядания растений — *V. dahliae* — поражает свыше 350 представителей из многих семейств. Наиболее часто этим грибом бывают поражены картофель, томаты, баклажаны, различные тыквенные, астры, львиный зев, дурнишник, суренка, вьюнок полевой, клен, пальма, шелковица и т. д.

Гриб внедряется в растение чаще через корни, но мицелий обнаруживается в стеблях, черешках, листьях, а у некоторых — в плодах и семенах. Остатки зараженных растений, попадая в почву, становятся источниками накопления, распространения и сохранения инфекции на довольно продолжительное время.

Гриб сохраняется на растительных остатках в виде микросклероциев, обильно образующихся при попадании в почву. Имеются сведения о сохранении гриба в форме микросклероциев на отмерших растительных остатках от 5—6 до 14—15 лет, а в виде спор и мицелия — в течение нескольких дней или недель (не более 3—4 месяцев). На выживание в почве микросклероциев оказывает влияние комплекс условий, создающихся в ней. Ведущую роль при этом играют устанавливающиеся взаимоотношения между сапротрофной и патогенной микрофлорой. Жизнедеятельность почвенных микроорганизмов тормозит прорастание инфекционных зачатков (микросклероциев). Это предохраняет их от преждевременного прорастания и гибели. До тех пор, пока микросклероции находятся в состоянии покоя, они неуязвимы для окружающей микрофлоры.

Состояние покоя (фунгистазиса) может быть преодолено корневыми выделениями растений, стимулирующими жизнедеятельность инфекционных зачатков. Действие корневых выделений малоспецифично, т. е. прорастание микросклероциев может быть вызвано корневыми выделениями многих растений, в том числе и непоражаемых грибом. Как только микросклероции прорастают, мицелий, развивающийся из них, подвергается воздействию почвенной микрофлоры — лизирующих бактерий, грибов-антагонистов и т. д. Они либо убивают разрастающийся мицелий, либо задерживают его развитие. Если прорастание вызвано корневыми выделениями восприимчивого растения, то грибица может «уйти» от губительного действия сапротрофной микрофлоры, внедрившись через корни в растение и вызвать его гибель или угнетение.

В связи с этими особенностями поведения возбудителя вертициллезного увядания в почве наиболее эффективной мерой борьбы с ним является построение правильных севооборотов. В них должно быть предусмотрено возвращение одноименных культур на прежнее место через несколько лет и подобраны непоражаемые предшественники. В частности, хорошее оздоравливающее действие в борьбе с вилтом хлопчатника оказывают хлопково-люцерновые севообороты или введение

в севообороты других иммунных, например злаковых, культур с получением двух урожаев в год. В плодовых садах, в междурядьях, также рекомендуется высаживать невосприимчивые растения и ни в коем случае нельзя возделывать пасленовые, подсолнечник и землянику, так как они неустойчивы к возбудителю. Под новые плодовые насаждения следует отводить те участки, где длительное время не возделывали овощные культуры,

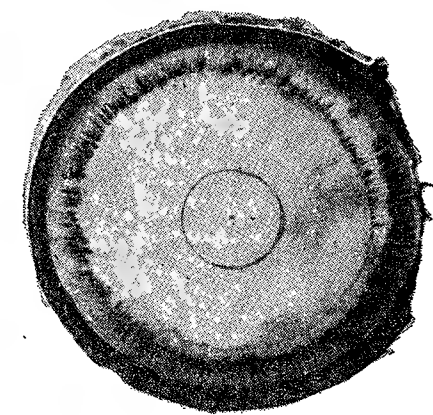
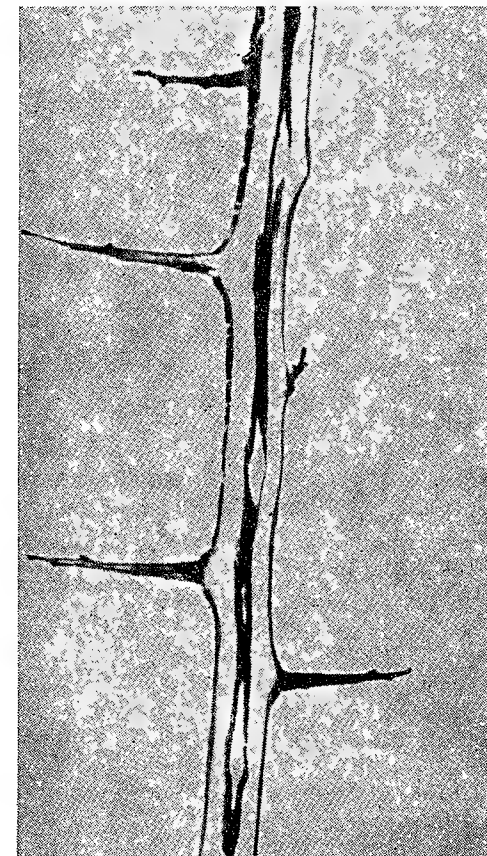


Рис. 258. Вертициллезное увядание сливы. Продольный и поперечный срез больной древесины.

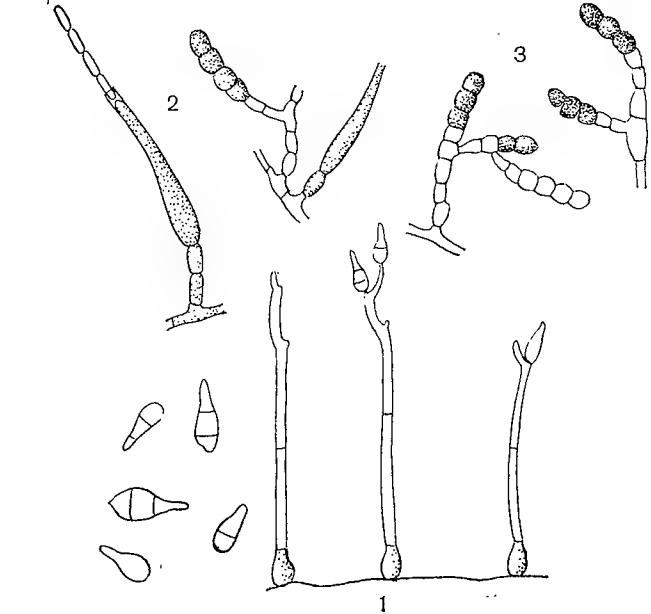


Рис. 259. Гимноциеты:
1 — пирикулярия рисовая; 2, 3 — тиелавиопсис корневой.

многие из которых восприимчивы к возбудителю вилта. Более подробно рекомендации по борьбе с вертициллезным увяданием растений описаны в специальных руководствах.

Несколько видов рода вертицилл известны на корнях сахарной свеклы. При повышенной температуре почвы одни из них вызывают загнивание тканей корнеплодов в почве на глубину 1,5—3,0 см. Свое развитие они продолжают и при хранении свеклы в кагатах, где к ним присоединяются другие виды. Их появление хорошо заметно в виде кирпично-красного налета на срезанных головках корней. При хранении свеклы виды вертициллов чаще выступают как сапротрофы, в качестве спутников кагатной гнили, развиваясь на уже загнивших корнеплодах и в симбиозе с другими микроорганизмами.

Род Псевдоцеркоспорелла (Pseudocercospora)

К роду *псевдоцеркоспорелла* (Pseudocercospora) относят гимноциеты, образующие удлиненно-булавовидные или цилиндрические бесцветные конидии с многочисленными поперечными перегородками. Они образуются на простых или слабоветвящихся конидиеносцах, выходящих пучками из устьиц на нижней стороне пораженных грибом листьев растений. Многочисленные виды этого рода паразитируют на листьях растений, вызывая у них образование пятен различной формы, обычно желтоватых или буроватых, окруженных каймой.

Один из наиболее важных видов этого рода —

псевдоцеркоспорелла герпотрихоидес (P. herpotrichoides). Этот гриб вызывает опасное заболевание хлебных злаков — эллипсоидную, или глазковую, пятнистость, прикорневую гниль или ломкость стеблей. Оно широко распространено в ряде стран Европы (Великобритания, Франция, Голландия, Бельгия, Австрия, Германия, Польша, Болгария), в Северной Америке и Австралии, преимущественно в более влажных районах. Гриб поражает пшеницу, рожь, ячмень, многие кормовые и дикорастущие злаки. В отдельные годы при сильном развитии болезнь вызывает большие потери урожая (до 30—40%). В нашей стране эта болезнь встречается в некоторых западных районах европейской части и на Северном Кавказе.

Псевдоцеркоспорелла герпотрихоидес сильнее всего поражает озимую пшеницу. В нижней части пораженных стеблей, на первом, а реже и втором междоузлии, образуются светлые овальные пятна длиной до 1—2 см, окруженные темной каймой и особенно хорошо заметные на листовом влагалище (табл. 45). Иногда они опоясывают все основание стебля. На продольных разрезах пораженных стеблей хорошо заметен серый мицелий гриба, заполняющий их полость. Зараженные стебли искривляются и переламываются. В результате этого происходит полегание растений. При сильном поражении растений уменьшаются размер колосьев и масса зерна, часто наблюдается белоколосость.

Паразит зимует на зараженных пожнивных остатках, а также на дикорастущих злаках (мятлики, плевел и др.), которые служат источником инфекции весной. В период вегетации заражение растений вызывают конидии, переносимые с больных растений на здоровые воздушными течениями.

Род Пирикулярия (Piricularia)

У представителей рода *пирикулярия* (Piricularia) бесцветные или слегка коричневатые конидии с двумя или большим числом перегородок образуются на вершине простых или слабо разветвленных конидиеносцев группами (рис. 259). Все представители этого рода паразитируют на цветковых растениях, вызывая у них пятнистость листьев.

Пирикулярия риса, вызываемый *пирикулярией рисовой* (P. oryzae), — одно из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний этой культуры. Впервые оно было описано в Японии в 1704 г., а его возбудитель — в 1896 г. Сейчас пирикулярия известна во всех районах возделывания риса.

Заражение растений может происходить в разных фазах развития, но более восприимчивы к пирикулярии молодые растения. При заражении растений в ранние фазы развития (до выхода в трубку) развивается листовая форма пирикулярии. На листьях появляются светло-серые пятна, при сильном поражении растения засыхают

до образования метелок. При заражении растений перед выметыванием метелок гриб поражает преимущественно узлы стебля, а начиная с этой фазы — все части метелок и колосковые чешуи. С нижней стороны пятен развивается конидиальное спороношение гриба. Его грушевидные трехклеточные конидии с придатком образуются на симподиально ветвящихся конидиеносцах. Сначала образуется конидия на вершине конидиеносца, затем рядом — новая точка роста, развивается веточка конидиеносца, а на ней — следующая конидия; этот процесс повторяется до 7—9 раз. Образование последовательных конидий происходит с интервалами около часа.

Наибольший вред приносит пирикулярия при его развитии в период колошения и цветения риса, особенно, если поражается основание главной оси метелки. Метелки в этом случае часто высыхают до образования зерна или в них образуются гуплые, недоразвитые зерновки. Даже при слабом поражении пирикулярией потери урожая достигают 20—30%, а в период эфитотий они значительно превышают эти цифры.

Возбудитель пирикулярии образует фитотоксины — пирикулярин и α-пиколиновую кислоту, вызывающие у растений типичные симптомы заболевания. Устойчивые к пирикулярии сорта риса устойчивы и к действию этих токсинов.

Пирикулярия рисовая заражает многие злаковые растения (например, костер, просо, тимopheевку, пырей, ежу, душистый колосок). Однако в пределах этого вида наблюдается дифференциация на биологические расы, различающиеся по патогенности для различных сортов риса. Известны многочисленные расы этого гриба, соотношение которых в популяциях паразита ежегодно меняется.

Сохранение жизнеспособности паразита в растительных остатках в сильной степени зависит от условий перезимовки. На погруженных в почву остатках он погибает к весне. Если зараженная солома долго находится под снегом или под продолжительными дождями, пирикулярия рисовая также быстро погибает. В сухой соломе ее мицелий сохраняет жизнеспособность в течение 2—4 лет, особенно в узлах стеблей. После дождей или росы на нем появляются конидии, заражающие молодые растения. Инфекция хорошо сохраняется и на семенах. Источником заражения могут служить и дикорастущие злаки, пораженные пирикулярией. В некоторых странах резерватом пирикулярии служат сорняки на рисовых полях (США, Бразилия, Индия). В других странах (например, в Японии) перезимовку паразита на живых растениях не наблюдают.

В связи с большими потерями урожая риса от пирикулярии во всех странах с развитым рисоводством разрабатываются мероприятия по борьбе с этой болезнью. Получены устойчивые к ней сорта риса, но многие из них после внедрения в производство быстро теряют свою устойчи-

вость вследствие появления новых рас паразита. Для борьбы с пирикулярией рис обрабатывают антибиотиками (бластицидином, касугамицином и др.).

Другой вид этого рода — *пирикулярия серая* (P. grisea) — вызывает серую пятнистость проса, чумизы и щетинника. В 1972 г. в культуре этого гриба была получена сумчатая стадия *магнапорте серая* (Magnaporthe grisea), относящаяся к порядку диапортовых. Позднее эта же телеоморфа была обнаружена и у пирикулярии рисовой.

Род Кладоспорий (Cladosporium)

Для грибов рода *кладоспорий* (Cladosporium) характерно конидиальное спороношение в виде деревца, ветви которого состоят из цепочек темнокрашенных 1—2-клеточных спор (рис. 260). Ствол «деревца» образован буроватым или бледно-

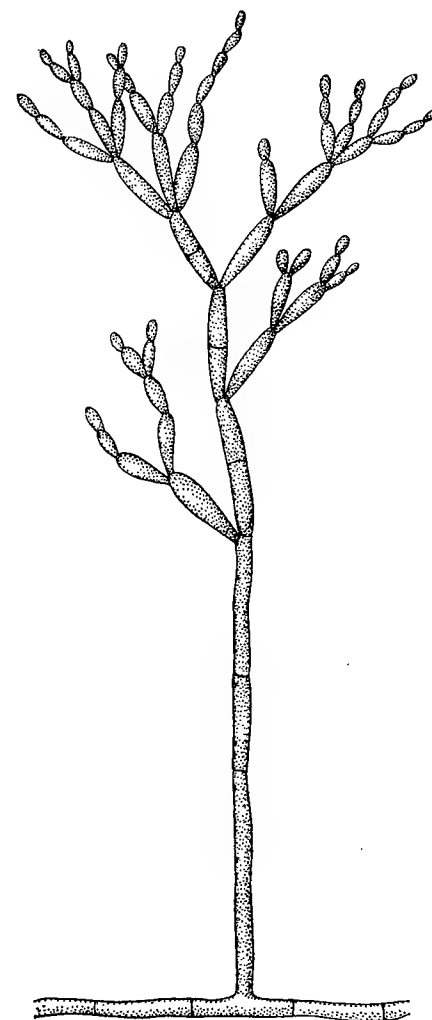


Рис. 260. Кладоспорий (Cladosporium).

оливковым конидиеносцем, обычно прямостоячим, септированным, неветвящимся или редко с 1—2 боковыми веточками. Непосредственно от конидиеносца отходят длинные цилиндрические конидии. Их называют базальными конидиями или метаконидиями. 2—3-клеточные метаконидии дают начало более коротким продолговато-эллиптическим или цилиндрическим спорам, которые, в свою очередь, отпочковывают одноклеточные конидии яйцевидной, овальной или округлой формы. Таким образом, конидии образуются по холобластическому типу и отличаются по форме, величине и количеству перегородок. Оболочка конидий бывает гладкой или шиповатой. Молодые конидии всегда гладкие, бесцветные, одноклеточные. При их созревании у многих видов оболочка становится шиповатой и появляются поперечные перегородки. Окраска варьирует от бледно-оливковой до бурой. Конидии прорастают через 5—6 ч одной или двумя, реже тремя ростковыми трубками. Отдельный конидиеносец несет от 100 до 300 конидий в зависимости от вида гриба. Грибы, паразитирующие на растениях имеют более крупные конидии, и их на конидиеносце значительно меньше, чем у сапротрофных видов.

Сумчатое спороношение обнаружено только у двух видов кладоспория. У них образуются плодовые тела типа перитеция с короткой шейкой (роды микосферелла и аморфотека). Сумки в перитеции содержат по 8 аскоспор.

Мицелий у кладоспория, как и споры, буровато-оливковый. Окраска в значительной мере определяется меланиновыми пигментами, образующимися в клетке в результате ферментативного окисления тирозина или полифенолов. Эти пигменты определяют устойчивость мицелия и спор к облучению. Поэтому грибы темного цвета хорошо развиваются на поверхности растений и других субстратов не только в зоне умеренного климата, но и в пустынях и полупустынях. Пигментация спор предохраняет их от губительного действия ультрафиолетового излучения также и на больших высотах в воздухе, где споры этого гриба часто присутствуют.

По широте распространения кладоспорий можно отнести к числу наиболее часто встречающихся родов несовершенных грибов. Его представители обнаружены на самых разнообразных субстратах растительного и животного происхождения как в качестве сапротрофов, так и практически важных паразитов растений. Опасными патогенами растений являются, например, кладоспорий бурый — возбудитель бурой пятнистости томатов и кладоспорий огуречный — возбудитель оливковой плесени огурцов.

Наиболее многочисленны и широко представлены в этом роде сапротрофные виды — оливково-зеленые плесени. Они часто встречаются на отмирающих на корню растениях и на всевозмож-

ных растительных остатках, играя в одних случаях положительную роль, в других — отрицательную. Кладоспорий травяной и другие сапротрофные виды часто развиваются (особенно после влажных сезонов) на зерновках злаков и вызывают почернение зерна, а попадая в хранилище — его порчу. Если злаки зимуют под снегом (например, пшеница, рожь, просо), то мицелий кладоспория проникает в зерно и делает его токсичным для человека и животных. Многие грибы рода появляются сначала на отмирающих растениях, а затем, попадая в хранилища, становятся причиной порчи сена даже в условиях слабо повышенной влажности.

Кладоспорий заселяет не только отмерший растительный материал. Он весьма обычен на здоровых растениях как постоянный компонент эпифитной микробной флоры зрелых листьев растений. Установлено, что кладоспорий травяной, *кладоспорий крупноспоровый* (*C. macrosporum*) и другие встречаются эпифитно на листьях разных злаков, древесных пород, овощных и ягодных культур, сахарного тростника и многих других растений, находясь там в активном состоянии, вегетируя и размножаясь.

Кладоспорий обитает в почве преимущественно на растительных остатках. Многие его виды обнаружены в торфах и в ризосфере растений. Кладоспорий травяной и другие грибы этого рода изобилуют в лесной подстилке, участвуя в ее разложении.

Споры кладоспория найдены в осадочных породах на глубине 18—1127 м в океане, в янтаре и на древесине в третичных отложениях, что свидетельствует о значительной древности этого рода.

В связи с широким распространением видов кладоспория на растениях и в почве большое количество его спор находится в воздухе. Особенно их много летом, в период вегетации растений (бывает более 40% всех обнаруженных грибных спор). А в воздухе тропических районов количество спор достигает 82,3%.

Ввиду наличия большого количества спор кладоспория в воздухе не удивительна частая встречаемость видов этого рода на самых разнообразных субстратах, где эти грибы могут получать хотя бы незначительное количество питательных веществ. Они развиваются на жидком топливе, смазочных материалах, полихлорвиниловых покрытиях промышленных изделий в странах с тропическим климатом, на картинах, бумаге, древесине, на спороношениях некоторых базидиальных и сумчатых грибов. Они хорошо растут при пониженных температурах и часто встречаются на мясных продуктах, сливочном масле, упаковочных овощах и фруктах при холодном хранении. При благоприятных условиях кладоспорий быстро размножается, обильно заселяя субстрат, и приносит значительный вред.

Описано около 300 видов кладоспория. Из них

наибольший интерес представляют следующие виды.

Кладоспорий бурый (*C. fulvum*) вызывает распространенную в теплицах болезнь томатов — бурую пятнистость, или кладоспор и оз (табл. 47). При тепличной культуре томатов бурая пятнистость приводит к значительным потерям урожая. В открытом грунте болезнь менее вредоносна и встречается в местах с влажным климатом. Возбудитель поражает главным образом листья, реже плоды и другие части растения. На пораженных листьях появляются желтые с размытыми краями хлоротичные пятна. Этим пятнам с нижней стороны соответствует бархатистый буровато-оливковый налет спороношения гриба. Высокая влажность в теплице способствует развитию болезни. Обычно через 1—1,5 месяца после появления первых пятен все листья растений бывают сильно поражены, и это замедляет образование завязей и рост плодов. Снижение урожая зависит от сроков появления болезни и степени ее развития. Кроме того, сильная заспоренность теплиц может вызывать аллергические заболевания у работающего в теплице персонала. Наиболее действенная мера борьбы с этой болезнью — введение в культуру устойчивых сортов. В настоящее время известны гены устойчивости к возбудителю бурой пятнистости, полученные от диких видов томатов. Сорта, обладающие одним или несколькими такими генами, обеспечивают устойчивость к определенным расам возбудителя, которых известно в настоящее время более 10.

Кладоспорий огуречный (*C. cucumerinum*) вызывает оливковую, или бурую пятнистость огурцов. Больше всего он поражает плоды. На них образуются углубленные язвы неправильной формы, покрытые оливковым налетом спороношения гриба. При раннем заражении плоды искривляются и прекращают рост. На стеблях и черешках листьев пятна углубленные, на листьях — светло-бурые с оливковым налетом. Гриб обладает активными пектолитическими и протеолитическими ферментами, вызывающими мацерацию тканей огурца. Это заболевание представляет большую опасность при культуре огурцов в закрытом грунте, особенно при пониженной температуре и высокой влажности. Правильный режим в теплицах и выращивание устойчивых сортов позволяют бороться с этой болезнью.

Кладоспорий травяной (*C. herbarum*) — наиболее часто встречающийся вид, который развивается на самых разнообразных органических субстратах. Растет он плотными бархатистыми дерновинками оливкового, черного или зеленоватого цвета. Гриб разрушает сырье, содержащее целлюлозу и пектин, изменяет окраску бумаги и поверхностных слоев древесины. Это один из главных компонентов микрофлоры при росной моче льна.

Кладоспорий смоляной (*C. resinae*) морфологически несколько отличается от большинства других видов. Окраска его колоний песочного цвета, так как меланиновых пигментов в клетках не образуется. Существует грибок в виде двух разных конидиальных форм (*f. avellaneum* и *f. resinae*). Наряду с конидиальным спороношением он в культуре образует перитеции (*Amorphotheca resinae*). Гриб встречается в почве и является естественным компонентом воздушной флоры. Он отличается способностью легко усваивать углеводород из углеводородов, поэтому хорошо растет на керосине, креозоте, дизельных топливах и различных смазках, вызывая разрушение этих веществ, отсюда известен под названием «керосиновое» гриба.

Род Тиелавиопсис (*Thielaviopsis*)

К роду *тиелавиопсис* (*Thielaviopsis*) относят грибы, образующие в цикле развития две стадии: эндогенные фиалоконидии, обычно цилиндрические, бесцветные, развивающиеся цепочками в фиалидах, имеющих форму лампового стекла, и темноцветные, бочонковидные или цилиндрические хламидоспоры с толстыми стенками, развивающиеся цепочками на концах гиф (рис. 259). Представители этого рода обитают как паразиты или сапротрофы на корнях растений. Некоторые из них образуют сумчатые стадии.

Наиболее распространенный вид этого рода — *тиелавиопсис корневой* (*T. basicola*), вызывающий черную корневую гниль различных растений и встречающийся во всех районах земного шара. Этот вид поражает более 100 видов растений, особенно страдают от него табак, хлопчатник, многие бобовые и другие растения. Злаки и ряд других растений устойчивы к нему. Строгая специализация у этого вида отсутствует. Изоляты, полученные с табака, могут, например, заражать хлопчатник.

В цикле развития тиелавиопсиса корневого развиваются фиалоконидии и хламидоспоры. Его конидии имеют тонкую стенку и быстро гибнут. Они служат только для размножения гриба в период вегетации. Основным источником инфекции являются хламидоспоры. Они образуются на концах гиф четковидными цепочками по 3—6, имеют темно-бурую окраску и толстую бородавчатую клеточную стенку (рис. 259). Хламидоспоры этого гриба представляют структуры, в процессе эволюции хорошо приспособленные к перенесению неблагоприятных условий и к прорастанию в присутствии растения-хозяина. В лаборатории они быстро прорастают без периода покоя и воздействия низких температур. Однако в почве в отсутствии растения-хозяина они находятся в состоянии покоя под влиянием почвенного фунгистаза. (Фунгистазис почвы — широко распространенное явление, состоя-

щее, в частности, в подавлении прорастания спор, склероциев и других структур фитопатогенных грибов и связанное с выделениями почвенных микроорганизмов и конкуренцией за источники питания.)

Прорастание хламидоспор происходит лишь под влиянием корневых выделений растений. Однако прорастание хламидоспор тиалявиописиса корневого стимулируют корневые выделения не только восприимчивых к заражению растений, но и устойчивых, например злаков. Под их воздействием хламидоспоры прорастают и быстро погибают от влияния почвенных антагонистов. Высевая пшеницу или другие злаки, можно таким образом очистить почву от заражения этим грибом.

Предполагают, что этот вид имеет сумчатую стадию *тиалавия корневая* (*Thielavia basicola*). По сумчатая стадия у этого гриба встречается, по-видимому, очень редко.

Черная корневая гниль табака, вызываемая грибом тиалявиописисом корневым, распространена во всех районах мирового табаководства. Она поражает растения на всех стадиях развития, но чаще встречается на рассаде. При посеве табака в зараженную хламидоспорами гриба парниковую смесь они прорастают и заражают корни рассады. Пораженные корни сначала буреют, а затем чернеют. Листья больных растений увядают и желтеют, и растения часто гибнут. На пораженных корнях развиваются фиалоконидии и хламидоспоры паразита. При более слабом поражении растений в области корневой шейки образуются новые корешки и рассада внешне выздоравливает. Однако при высадке в поле такие растения могут быть источником инфекции и заразить здоровую рассаду. Кроме того, больные растения значительно отстают в росте и дают меньший урожай, и притом низкого качества.

При развитии черной корневой гнили в поле на корнях пораженных растений образуются темно-бурые пятна и корни отмирают. Сильное развитие болезни часто наступает через 2—3 недели после высадки рассады в поле. Причиной заболевания растений в поле может быть заражение почвы хламидоспорами паразита или высадка больной рассады. В почве хламидоспоры быстро гибнут при ее сильном высушивании и нагревании, однако во влажной почве их жизнеспособность сохраняется более двух лет. Поэтому черная корневая гниль табака в полевых условиях распространена только в тех районах, где не происходит продолжительного высушивания почвы. В парниках хламидоспоры паразита накапливаются в парниковой смеси, сохраняя жизнеспособность в течение нескольких лет. Особенно сильно поражается рассада при загущенном посеве и обильном поливе.

На интенсивность развития заболевания влияют температура и кислотность почвы. Растения поражаются сильнее при температуре 21—23 °C,

хотя в культуре возбудитель хорошо растет и при более высокой температуре; однако в последнем случае растение-хозяин хорошо развивается и болезнь причиняет меньший ущерб.

Относительно недавно черная корневая гниль начала распространяться на хлопчатнике. Эта болезнь поражает всходы и взрослые растения. При поражении всходов происходит и их массовая гибель. Листья больных растений теряют тургор и увядают, но сохраняют зеленую окраску и не опадают. Корневая шейка утолщается, а на срезе нижней части стебля и корня хорошо видно изменение окраски ткани до малиновой или малиново-бурой. При сильном поражении происходит мацерация коры. У взрослых растений заболевание часто проявляется только к концу августа. Нередко кусты внезапно увядают и засыхают. Растения, пораженные черной корневой гнилью, плохо растут; коробочки на них не образуются, или их количество уменьшается; ухудшается также качество волокна.

Развитию болезни способствует температура почвы 17—24 °C и ее влажность около 60% (А. П. Х и т р о в а). Кроме того, болезнь сильнее проявляется также при слишком раннем посеве хлопчатника.

Род Церкоспора (*Cercospora*)

Род *церкоспора* (*Cercospora*) относят к семейству демациевых, хотя у многих его представителей мицелий и споры светлые. Для этого рода характерны бесцветные или окрашенные конидии, цилиндрической, обратнобулавовидной, веретеновидной или червеобразной формы, с несколькими поперечными перегородками, вверху обычно утончающиеся. Они образуются на вершине простых, прямых или извилистых конидиеносцев, обычно окрашенных, одиночных или соединенных в коремии или ложа. В роде церкоспора насчитывают до 900 видов. Все представители этого рода — паразиты растений, вызывающие у них пятнистости на листьях, черешках, стеблях и плодах. Настоящие сапротрофы в этом роде неизвестны, хотя некоторые виды его встречаются как вторичные паразиты на растениях, ослабленных другими патогенами.

Листовая пятнистость, вызываемая церкоспорой, может быть слабо выраженной изменением окраски, но чаще это хорошо ограниченные пятна. При массовом развитии пятен листья погибают, а в некоторых случаях листья опадают полностью. Ткань пятен часто засыхает и выпадает из здоровой ткани листа, и листья становятся дырчатыми (рис. 261).

Грибы этого рода поражают многочисленные травянистые и древесные растения, вызывая в некоторых случаях экономически важные заболевания. Наибольшее их развитие происходит в районах с влажным климатом.

Церкоспороз столовой и сахарной свеклы, вызываемый *церкоспорой свекольной* (*C. beticola*), — одно из наиболее опасных и распространенных заболеваний этих культур. Он известен почти во всех районах свекловодства и при массовом развитии вызывает большие потери урожая. Так, по данным Американской ассоциации свекловодов, в некоторых штатах США потери урожая составляют до 7,5 т на 1 га.

На листьях и черешках пораженных растений, а также на стеблях семенников образуются сероватые или беловатые пятна с буровато-коричневой или красноватой каймой, диаметром до 3—6 мм (рис. 261). Во влажную погоду на их нижней стороне развивается сероватый налет, состоящий из неветвящихся, буроватых у основания конидиеносцев с бесцветными, многоклеточными, слегка изогнутыми конидиями. В ткани листа развивается сначала бесцветный мицелий, позднее буреющий и уплотняющийся в строму. Его развитие ограничено только пятном. Клетки каймы обладают повышенной физиологической активностью и служат барьером, препятствующим распространению мицелия гриба в здоровые ткани листа.

Вредоносность заболевания определяется повреждением листовых пластинок и снижением в результате этого их фотосинтетической активности. Кроме того, при отмирании листьев происходит развитие новых листьев, нормальный рост корней задерживается. У больных растений уменьшаются масса корня и содержание в нем сахара, а общие потери в сборе сахара при сильном поражении сахарной свеклы церкоспорозом достигают иногда 50—70%.

Церкоспора свекольная развивается на различных представителях семейства маревых — на свекле, лебеде, мари и др.

Некоторые микологи считают, что конидии гриба зимуют на растительных остатках. Однако их жизнеспособность сохраняется только на сухих листьях, а на влажных в природных условиях они быстро ее теряют. Конидии церкоспоры свекольной служат, вероятно, только для расселения гриба в период вегетации, а зимуют плотные мицелиальные сплетения в листьях, оставшихся на поверхности почвы. Весной на них образуются конидии, заражающие растения. Кроме того, источником инфекции могут служить сорные растения из семейства маревых.

Уже через 1—3 недели после заражения растений на пятнах развиваются конидии, заражающие новые растения. При повышенной влажности (более 70%) и теплой погоде в течение лета паразит успевает образовать несколько поколений конидий.

Церкоспора свекольная поражает преимущественно уже закончившие развитие старые листья, поэтому заболевание проявляется обычно в июне, нарастая до конца вегетации растений.

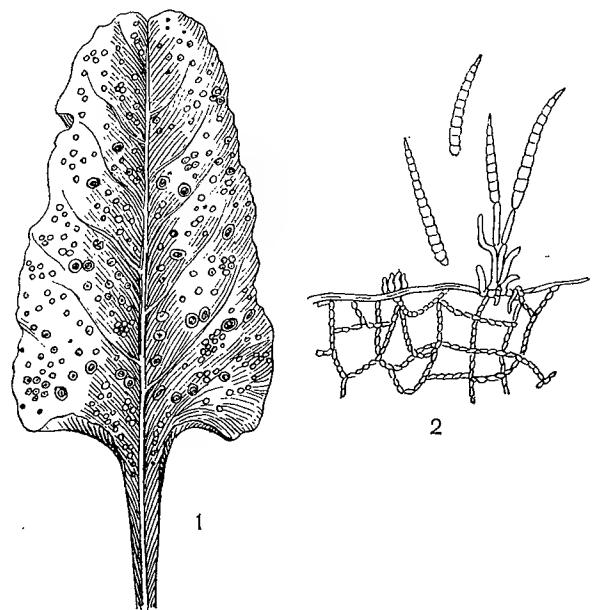


Рис. 261. Церкоспора свекольная:
1 — пораженный лист свеклы; 2 — конидиеносцы с конидиями.

Основной источник инфекции в период вегетации — нижние старые листья. При сильном поражении растений в конце июля и в августе происходит отмирание листьев, а иногда и полная гибель ботвы. Сильное развитие болезни наблюдается при чередовании длительных влажных и коротких засушливых периодов. В засушливых районах церкоспороз свеклы развивается слабо.

Церкоспороз винограда вызывают четыре вида из рода церкоспора (*C. roesleri*, *C. sessilis*, *C. vitis* и *C. vitiphylla*), различающиеся по характеру пятен на листьях, форме и размерам конидий. На пораженных листьях образуются оливково-черноватые пятна с бархатистым оливковым или коричневым налетом конидиального спороношения гриба на нижней стороне. При сильном поражении листья желтеют и опадают. Иногда болезнь распространяется на побеги и ягоды.

Биология грибов — возбудителей церкоспороза винограда различна в разных районах виноградарства и зависит от климатических условий. В Средней Азии конидии гриба зимуют на листьях винограда, упавших на поверхность почвы, и на его стеблях, а весной вызывают заражение нижних листьев. С повышением температуры болезнь усиливается и переходит на верхние листья. В некоторых районах эта болезнь по вредности стоит на втором месте после оидиума (возбудитель *Uncinula necator*). В Армении развитие церкоспороза винограда наблюдается лишь в июле, а максимального развития болезнь достигает только к середине сентября, когда урожай

уже созрел, поэтому гриб практически не приносит ущерба.

Практическое значение имеют также *церкоспора сельдерея* (*C. arii*) — возбудитель церкоспороза сельдерея и *церкоспора кофейная* (*C. coffeicola*), наносящая ущерб плантациям кофе в Латинской Америке, а также другие грибы этого рода.

Род Гельминтоспорий (*Helminthosporium*)

У представителей рода *гельминтоспорий* (*Helminthosporium*) конидии цилиндрические, веретеновидные или обратнобулавовидные, с несколькими поперечными перегородками, прямые или слегка согнутые, гладкие. Окраска конидий варьирует от светло- до темно-коричневой. Конидии образуются у вершины и по бокам конидиеносцев по типу пороспор (рис. 262, 263). Такая конидиальная стадия характерна для очень разнородной группы грибов, различающихся своими сумчатыми стадиями и образом жизни. Поэтому из комплексного формального рода *гельминтоспорий* выделяют несколько самостоятельных родов: дрекслера, биполярис и эксерохилум. Они различаются формой и окраской спор, способом их прорастания, развитием перегородок у зрелых спор и особенностями «следа» на споре. Там, где найдены сумчатые стадии, наблюдается связь анаморф со следующими телеоморфами: дрекслера — пиренофора (*Drechslera* — *Pyrenophora*), биполярис — кохлиоболус (*Bipolaris* — *Cochliobolus*), эксерохилум — сетосферия (*Exserohilum* — *Setosphaeria*).

Грибы рода *гельминтоспорий*, у которых не обнаружена сумчатая стадия и конидии образуются одновременно на вершине и по бокам конидиеносца, сохранили за собой и название рода. Это преимущественно сапротрофы на коре, листьях, сухих ветвях и стеблях древесных и травянистых растений. Многие из них еще мало изучены, некоторые могут вызывать микозы домашних животных и человека.

Родовое название *гельминтоспорий* прочно вошло в фитопатологическую литературу, так как многие виды этого рода являются широко распространенными патогенами растений. Они поражают культурные и дикорастущие злаки, пальмы, бобовые, кофейное дерево, сахарный тростник и другие растения.

Болезни злаков, вызываемые *гельминтоспориями*, носят общее название

г е л ь м и н т о с п о р и о з о в, хотя по форме и проявлению они весьма разнообразны. Гельминтоспориоз может выражаться в виде корневой гнили, различного типа пятнистостей листьев, черных узлов на стеблях, сажистых налетов на колосьях в виде черного зародыша семян. Один и тот же вид паразита может вызывать сразу несколько типов заболеваний. Например, *гельминтоспорий ячменный* (*Helminthosporium sativum*) — возбудитель корневой гнили, пятнистости листьев, сажистого налета на колосьях и «черного зародыша» семян пшеницы, ячменя и других злаков. Часто разные виды паразитов вызывают одинаковый тип заболевания. Например, полосатую пятнистость листьев вызывают *гельминтоспорий злаковый* (*H. gramineum*) и *гельминтоспорий овсовый* (*H. avenae*).

Чтобы представить себе серьезный ущерб, который приносят человечеству *гельминтоспориозы* злаков, достаточно вспомнить страшный голод в 1943 г. в Бенгалии (Индия). Он был вызван гибелью посевов риса в 1942 г. от *гельминтоспория рисового* (*H. oryzae*). Один из индийских микологов, направленный на работу в Бенгалию в это время, так описывает свои впечатления. На всем пути через Бенгалию до города Дакка лежали мертвые или голодные и умирающие люди.

Голод продолжался несколько месяцев и унес 2 млн. жизней. Эпифитотия *гельминтоспориоза* в Бенгалии по своей силе и количеству человеческих жертв может сравниться только с картофельным голодом в Ирландии в 1845 г., вызванным эпифитотией *фитофтороза* (с. 57).

Такие сильные эпифитотии, приводящие к гибели людей от голода, к счастью, бывают редко. Однако ежегодные потери от *гельминтоспориоза* зерновых культур, являющихся основными продовольственными культурами мира, все же огромны.

При заболевании злаков корневой гнилью поражаются первичные и вторичные корни, подземное междоузлие и основание стебля. На пораженном органе появляются сначала светло-бурые пятна или полосы, которые постепенно темнеют, сливаются и захватывают значительную часть органа или весь орган. В результате загнивания корней и основания стебля происходит отставание растения в росте, отмирание продуктивных стеблей в фазе цветения или молочной спелости, недоразвитие зерна в колосьях, а иногда и полная потеря зерна (белоколосость).

Для возбудителей корневой гнили характерна широкая специализация, способность поражать большой круг растений-хозяев. Главным возбудителем корневой гнили является *гельминтоспорий ячменный* (*H. sativum*).

Гельминтоспорий вызывает заболевание зерна, которое проявляется в виде скрытой инфекции или в виде «черного зародыша» (потемнения зерна). В последнем случае черный налет гриба хорошо заметен на зерне (рис. 263). Больные семена теряют всхожесть. Поражение семян вызывают почти все *гельминтоспории*, так как сохранение инфекции с семенами — надежный способ сохранения и зимовки возбудителя в природе.

Гельминтоспорий вызывает несколько типов поражения листьев, чаще всего это полосатая, глазковая и сетчатая пятнистости. В пораженных листьях отмирает ткань, листовая пластинка буреет, засыхает и расщепляется. Такой тип поражения характерен для *гельминтоспория злакового*. У *гельминтоспория виктории* (*H. victoriae*) полосчатость сопровождается покраснением и обесцвечиванием листа.

При сетчатой пятнистости развиваются продолговатые небольшие бурые пятна, разбросанные по листовой пластинке.

Глазковая пятнистость — это светлые овальные пятна, окаймленные темно-коричневым ободком. Ее вызывают *гельминтоспорий ячменный* и другие виды. При поражении листьев почти всегда на пятнах развивается темный налет спороношения патогена. Пятна обычно переходят в некроз (табл. 47).

У некоторых *гельминтоспориев* в развитии листовых симптомов болезни принимают участие токсины, выделяемые патогеном. Образованные *гельминтоспориями* токсические соединения нарушают жизненно важные функции растения, такие, как проницаемость клеточных мембран, механизмы гормонального контроля роста, фиксация CO₂, дыхание, окислительное фосфорилирование, фенольный синтез и другие процессы. Нарушение этих функций ослабляет растение, облегчает грибу захват новых тканей и приводит к появлению характерных симптомов болезни. Механизмы этих процессов пока еще детально не изучены. Предполагают, что с п е ц и ф и ч е с к и е т о к с и н ы, как *викторин* (*H. victoriae*), *кохлиоболин* (*H. oryzae*), *карботоксин* (*H. carbonum*), являются главным фактором, определяющим развитие заболевания. Эти токсины у *гельминтоспориев* — низкомолекулярные соединения пептидной природы. Обнаружены у *гельминтоспориев* и н е с п е ц и ф и ч е с к и е т о к с и н ы, роль которых еще недостаточно выяснена. *Гельминтоспорий ячменный* образует два неспецифических токсина терпеноидной природы — *гельминтоспорал* и *гельминтоспорол*. *Гельминтоспорал* вызывает хлороз и некроз растительных тканей, а также подавляет прорастание семян ячменя. *Гельминтоспорол*

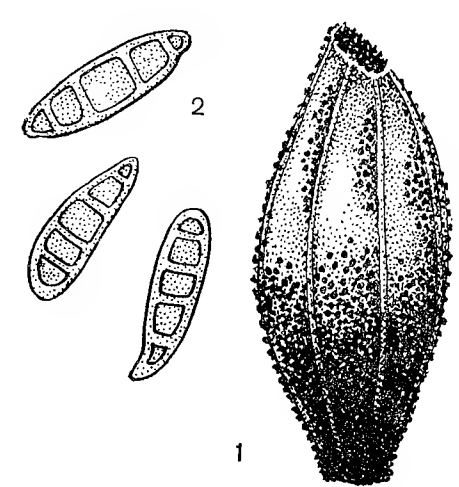


Рис. 263. Гельминтоспорий (*Helminthosporium*): 1—пораженная зерновка ячменя; 2 — конидии.

угнетает развитие корней и проростков ячменя и салата. Специфические токсины *гельминтоспория* используют в качестве селективирующих факторов для отбора устойчивых растений, что значительно сокращает время на селекционную программу.

Гельминтоспориям свойственна большая изменчивость и быстрое приспособление к новым сортам растений-хозяев. Например, недавно появилась раса «Т» у *гельминтоспория кукурузного* (*H. maydis*). Этот гриб вызывает широко распространенное заболевание кукурузы — южный *гельминтоспориоз*. В 1970 г. эта болезнь поразила кукурузу в нескольких районах США. В том же году болезнь была обнаружена в Югославии на кукурузе, завезенной из США. Поля кукурузы выглядели обожженными. При высокой температуре и достаточной влажности весь посев погибал за 10—14 дней. Кукурузоводство встало перед серьезной проблемой. Оказалось, новая раса гриба поражала только гибриды с *техасской* цитоплазмной мужской стерильностью, которые широко введены в культуру в США. «Т»-ген мужской стерильности избавил людей от дорогостоящего ручного труда по удалению мужских соцветий для получения гибридов при скрещивании, но дал растения, восприимчивые к новой расе гриба. Формирование этой расы шло в 1963—1969 гг., т. е. с момента появления в культуре новых гибридов. Установлено, что в родах *пиренофора*, *кохлиоболус* и *сетосферия* преобладает гетероталлизм. Совместимость чаще всего наблюдается между видами, имеющими большее сходство по морфологии конидий.

Наиболее распространены следующие виды *гельминтоспория*.

Гельминтоспорий ячменный имеет сумчатую стадию *кохлиоболус ячменный* (*Cochliobolus sati-*

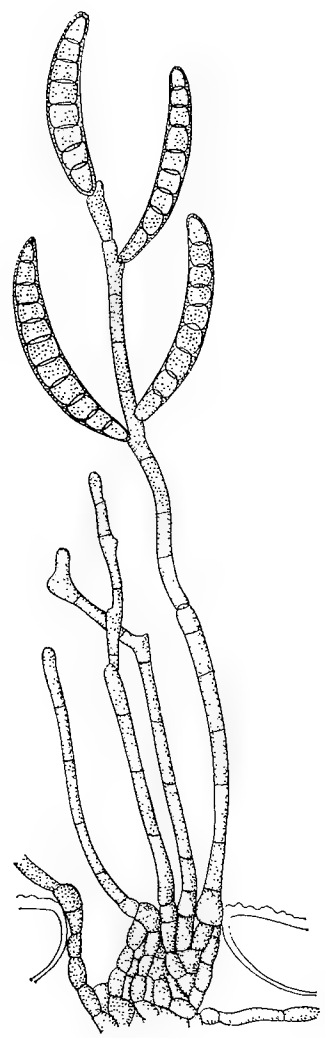


Рис. 262. Гельминтоспорий (*Helminthosporium*). Конидиеносец с конидиями.

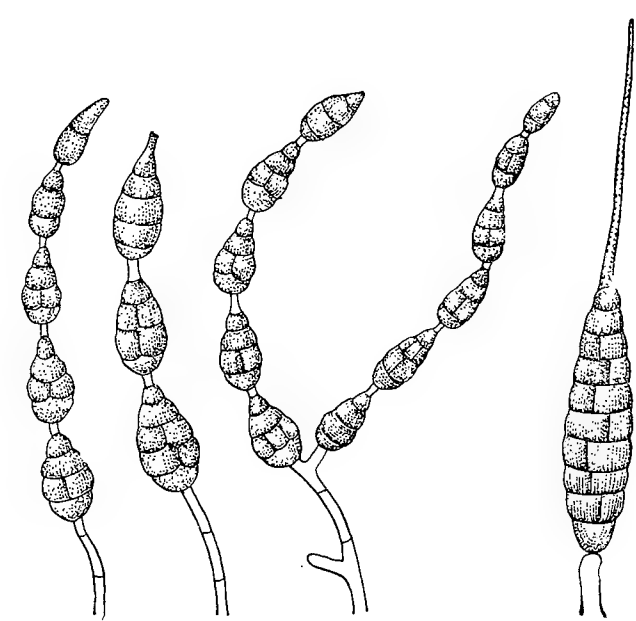


Рис. 264. Альтернэрия (Alternaria).
Конидиеносец с конидиями.

vus). Он поражает ячмень, пшеницу, рожь и 83 вида дикорастущих трав. Наибольшей восприимчивостью из них обладают пырей, костер, мятлик, овсяница и некоторые другие. Все эти злаки являются резервуарами патогена в природе. Гриб способен поражать все органы растения-хозяина. Он вызывает корневую гниль, пятнистость листьев, «черный зародыш», сажистые налеты на колосьях, поражает всходы. Сохраняется на растительных остатках и передается с семенами.

Гельминтоспорий злаковый имеет сумчатую стадию *пиренофора злаковая* (*Pyrrenophora graminea*). Этот вид — космополитный. Он вызывает полосатую пятнистость листьев ячменя. Поражает семена и всходы. В цикле его развития наблюдается несколько стадий: конидиеносцы с конидиями — летом, склеротии на остатках больных растений — зимой, аскостромы на растительных остатках — весной. Патоген сохраняется в виде склеротиев и мицелия (в семенах).

Гельминтоспорий овсовый имеет сумчатую стадию *пиренофора овсовая* (*Pyrrenophora avenae*). Она вызывает гибель всходов и полосатую пятнистость листьев овса. Инфекция сохраняется на семенах и растительных остатках.

Гельминтоспорий рисовый имеет сумчатую стадию *кохлиоболус мяебанус* (*Cochliobolus miyabeanus*). Гриб вызывает выпадение всходов, глазковую пятнистость листьев и черную точечность колосковых чешуй риса. Инфекция сохраняется с семенами и на растительных остатках. Главная область распространения — страны Юго-Восточной Азии.

Гельминтоспорий турецкий имеет сумчатую

стадию *сетосферия турецкая* (*Setosphaeria turcica*). Гриб поражает листья, початки и (редко) корневую шейку кукурузы. Вредоносность гриба заключается в том, что он способен вызывать преждевременное засыхание листьев кукурузы в период формирования початков. Инфекция сохраняется в семенах и на растительных остатках. Заболевание описано во всех странах, где возделывают кукурузу.

Род Альтернэрия (Alternaria)

У грибов рода *альтернэрия* (*Alternaria*) многоклеточные темноокрашенные конидии с поперечными и продольными перегородками. Форма конидий разнообразна и представляет собой вариации формы яйцевидного типа. Верхний конец конидии вытянут в короткий или длинный «носик». У многих альтернэрий конидии образуют легко распадающиеся цепочки. Обычно конидии и в цепочках имеют короткий «носик». Однако среди альтернэрий есть представители с одиночно сидящими конидиями, у которых «носик» вытянут в длинную нить. Конидиеносцы всегда темноокрашенные, простые, у вершины ступенчато-изогнутые (рис. 264).

Замедленная киносъемка процесса образования цепочки конидий у альтернэрии дала возможность отметить несколько интересных моментов, происходящих при формировании конидии. Молодая конидия появляется на вершине конидиеносца или предыдущей конидии в виде сферического образования по типу пороспоры. Через 10 мин после появления она начинает вытягиваться и увеличивать свой объем. Приблизительно через 2,5 ч конидия достигает окончательного объема. Новая конидия появляется на ее вершине только после образования первой поперечной перегородки. Каждый раз перед образованием новой конидии наблюдается резкое уменьшение объема уже имеющихся в цепочке спор. Уменьшение объема идет от нижней споры к верхней. После образования конидии объем медленно нарастает и опять резко падает перед формированием следующей конидии в цепочке. Такие колебания объема указывают на то, что в цепочке конидий происходит как бы «отсасывание» цитоплазмы к вершине цепочки в момент формирования молодой конидии.

Альтернэрии широко представлены в природе сапротрофными и фитопатогенными видами. Сапротрофы развиваются на разных органических субстратах. Резервуаром альтернэрий являются отмирающие растения и растительные остатки, с которых гриб попадает в почву. Наряду с другими грибами альтернэрии принимают участие в разложении и минерализации растительных остатков. Этому способствует огромный комплекс ферментов, обнаруженный у сапротрофных альтернэрий.

Богатый ферментный аппарат гриба обеспечивает широкую амплитуду приспособленности

и способность существовать в достаточно разнообразных условиях. Этому также благоприятствует легкое распространение спор ветром. Споры альтернэрии, иногда даже соединенные в цепочки, обнаруживают в воздушных массах везде, где есть растения.

Некоторые сапротрофные виды, например *альтернэрия чередующаяся* (*A. alternata*), *альтернэрия тончайшая* (*A. tenuissima*), *альтернэрия кочаннокапустная* (*A. oleracea*), при сильном ослаблении растений могут проявлять паразитические свойства. Они поселяются на старых листьях, а с них переходят на стебель и молодые листья. Это наблюдают особенно часто в случаях поражения растения каким-нибудь другим грибом: альтернэрия проявляется тогда уже в качестве вторичного паразита.

Интересно отметить, что эти же сапротрофные виды альтернэрий обычно встречаются на листьях здоровых растений в качестве эпифитов. Там они развиты слабо, так как располагают ограниченным количеством питательных веществ, присутствующих на листовой поверхности, и подавляются специфическими веществами, выделяемыми растением. Можно полагать, что при ослаблении растения они получают шанс для более интенсивного развития. Пока это свойство эпифитных микроорганизмов недостаточно изучено, но полезные свойства эпифитной микофлоры уже отмечены. Эпифитные организмы способны подавлять развитие патогенов, попадающих на листья. Это установлено на примере альтернэрий.

Эпифит альтернэрия тончайшая подавляет развитие возбудителя болезни цинний — *альтернэрии цинниевой* (*A. zinniae*). Здесь происходит не только прямое подавление прорастания спор патогена под влиянием выделений эпифита, но, одновременно с этим, эпифит стимулирует выделение ингибирующих веществ самого растения.

Альтернэрии всегда присутствуют на семенах растений. При сильном развитии гриба семя теряет всхожесть. Во многих случаях присутствие гриба не сказывается на дальнейшем развитии растения. Однако некоторые патогенные виды альтернэрий сохраняют и передают инфекцию с семенами, например *альтернэрии капустная* (*A. brassicae*, табл. 47), *морковная* (*A. dauci*), *гвоздичная* (*A. dianthicola*), цинниевая и др. В этих случаях гриб поражает проростки либо инфекция сохраняется на корневой шейке и обнаруживает себя в момент цветения или плодоношения, когда устойчивость растения снижается. Если условия для развития растений неблагоприятны, то инфекция проявляется раньше наступления стадии зрелости растения.

В связи с тем что многие виды альтернэрий вызывают заболевания важных сельскохозяйственных культур, изучались условия, влияющие на спороношение патогенов и физиологические особенности этих грибов. Оказалось, что *альтер-*

нарии пасленовой (*A. solani*) для образования на мицелии конидиеносцев и формирования конидий нужны разные условия. Влажность и свет являются главными факторами, способствующими появлению конидиеносцев. Для того чтобы на конидиеносцах стали образовываться конидии, нужны пониженная температура и темнота. Следовательно, влияние погодных условий может ускорить или замедлить переход гриба из одной фазы развития в другую и ускорить или замедлить жизненный цикл патогена, т. е. повлиять на развитие болезни, вызванной альтернэрией. Человек, зная все фазы развития патогенного гриба и условия, способствующие прохождению этих фаз, может, воздействуя в определенный период на гриб, повлиять на ход развития болезни. Знание всех фаз развития гриба позволяет также предсказывать степень развития болезни в разных климатических условиях и бороться с ней. Развитие эпифитотии зависит от продолжительности сменяющих друг друга периодов сухости и влажности.

У многих видов альтернэрий обнаружены разнообразные микотоксины. Одни из них обладают неспецифической фитотоксической активностью, другие — специфической, т. е. являются главным фактором патогенности возбудителя. К первым относятся такие вещества, как тентотоксин, альтернэриевая кислота, альтернэриол, цинниол, альтернолянол и др. В небольших концентрациях они способны вызывать пятнистость, хлороз, некроз, увядание и другие симптомы на разных растениях, не являющихся хозяином для гриба — продуцента фитотоксина. Некоторые из этих веществ обладают не только фитотоксическими, но и антибиотическими и противоопухолевыми свойствами, например альтернэриол, представляющий собой дибензопиреновое соединение.

Специфические токсины вызывают такие же внешние симптомы болезни, как и патоген на соответствующих растениях-хозяевах. Предполагают, что грибы-возбудители «узнают» своих хозяев и поражают их ткани, выделяя сильные химические вещества, а именно специфические токсины, которые активны в начальной стадии патогенеза. Такие токсины обнаружены у разных патотипов альтернэрий чередующейся: (Патотип — группа штаммов патогена, поражающая определенный вид или сорт растений). Так, альтернэрия, поражающая определенный сорт яблонь, обладает АМ-токсинами, вызывающая черную пятнистость японской груши образует АГ-токсины. Патотип гриба с земляники имеет АГ-токсины, с цитрусовых — АС-токсины, с табака — АГ-токсины и с томатов — АЛ-токсины.

В настоящее время известно более 50 видов альтернэрий, из них только около 25 наиболее широко распространены и имеют практическое значение.



Рис. 265. Альтернариоз хлопчатника (возбудитель — *Alternaria macrospora*).

Альтернария пасленовая (*Altenaria solani*) поражает картофель и томаты. Болезнь возникает в период бутонизации и приводит к преждевременной гибели ботвы. На листьях появляются концентрические сухие пятна со спороношением гриба. Гриб поражает плоды и клубни, на которых образуются сухие темные пятна. Споры крупные, с длинным «носиком», сидят на конидиеносцах

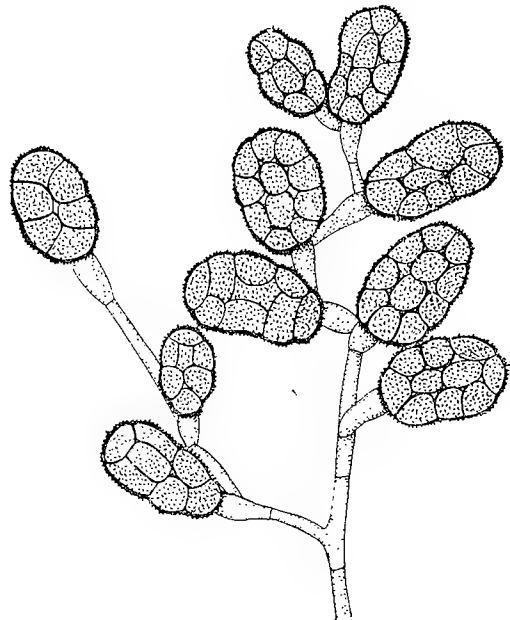


Рис. 266. Стемфилий (*Stemphylium*). Конидиеносец с конидиями.

одиночно. Гриб зимует в пораженной ботве, встречается в почве.

Альтернария наносит наибольший вред семенной капусте. На стручках и листьях образуются пурпурные, позднее темнеющие пятна, на которых появляется спороношение гриба. Конидии одиночные или в коротких цепочках. Семена капусты гибнут или дают низкую всхожесть. Семенная инфекция служит источником заражения почвы и причиной гибели проростков.

Альтернария крупноспоровая (*A. macrospora*) — возбудитель альтернариоза хлопчатника (рис. 265). В районах Средней Азии весной и осенью образует сухие некрозы на листьях хлопчатника. Споры гриба имеют длинный «носик» и сидят одиночно. Более восприимчивы к болезни сорта тонковолокнистого хлопчатника.

Сумчатая стадия альтернариий принадлежит к роду *плеоспора* (*Pleospora*), встречается редко.

Род Стемфилий (*Stemphylium*)

Род *стемфилий* (*Stemphylium*) близок к роду альтернария как морфологически, так и по образу жизни его представителей. Конидиогенез тоже пороспорового типа. Однако конидии никогда не образуют цепочек и не имеют «носика» — вытянутой верхушечной клетки. Самыми характерными чертами этого рода являются строение и способ пролиферации конидиеносцев. Клетка конидиеносца, несущая конидию, вздута у вершины. После образования первой конидии через вершину вздутая конидиеносец продолжает расти, отодвигая первую конидию в сторону. После некоторого роста вершина конидиеносца снова вздувается, образуется следующая конидия, отодвигаемая в сторону новым выростом конидиеносца, и т. д. Обычно происходит три и более пролифераций и на конидиеносце кистевидно располагаются 3—5 конидий (рис. 266).

Молодые конидии стемфилия округлые, яйцевидные или обратнояйцевидные (зрелые сохраняют эту форму или становятся широкоэллиптическими либо несколько удлиненными). Оболочка конидий гладкая или шиповатая. Место прикрепления конидии бывает окружено зоной усиленной пигментации. Размеры конидий достигают нескольких десятков микрон.

Сумчатая стадия известна у шести видов рода и относится к роду *плеоспора* (*Pleospora*).

Стемфилий — космополит и встречается на растительных остатках, семенах различных растений, бумаге, на зрелых плодах при транспортировке и хранении. В подавляющем большинстве это сапротрофы, но некоторые виды факультативные паразиты. Они вызывают пятнистость на листьях и стеблях растений, являются причиной гибели семян.

Цикл развития таких слабых паразитов в общих чертах следующий. В течение долгого вре-

мени гриб может быть сапротрофом на отмерших растительных остатках, откуда он попадает в почву и на листья растений. При попадании спор или мицелия гриба на ослабленные растения происходит заражение самых нижних и старых листьев. На листьях появляются пятна, которые постепенно распространяются на более молодые части растения.

Особенно легко заражаются цветущие и плодоносящие растения, устойчивость которых значительно снижена.

Распространение паразита по растению заканчивается заражением плодов и семян. На семенах гриб может оставаться живым в течение нескольких лет. В зависимости от степени поражения семени оно теряет всхожесть или дает проросток, на котором сохраняется инфекция. Сохраняющаяся на корневой шейке инфекция проявляет себя на старых листьях в момент цветения или плодоношения растения. Инфекция может проявить себя раньше, если растение ослаблено какими-нибудь неблагоприятными факторами. Такими факторами могут быть погодные условия, повреждение растения или заражение его другими патогенными организмами. Например, стемфилий часто встречается на луке, зараженном пероноспорой. Но это не значит, что стемфилий не может заразить лук без пероноспоры. Если растения лука были ослаблены неблагоприятными погодными условиями, то на них происходит массовое развитие гриба. Наиболее распространены 2 вида стемфилия.

Стемфилий обильнокистевой (*S. botryosum*) встречается на растительных остатках и семенах многих растений, хорошо растет на бумаге и соломе льна, делая солому ломкой. Этот гриб образует гниль на зрелых плодах томатов и яблоках. Обнаружен на 64 видах растений в качестве слабого паразита. Чаще других растений поражает салат, лук и люцерну (особенно в условиях повышенной влажности). Гифы гриба проникают внутрь листьев через устьица растения, и уже через 120 ч на листьях появляются споры гриба. Конидиеносцы имеют от 1 до 4 последовательных вздутий. Конидии округло-квадратные, яйцевидные, обычно шиповатые, суженные у центральной поперечной перегородки. Сумчатая стадия гриба — *плеоспора травяная* (*Pleospora herbarum*) — встречается на растительных остатках после перезимовки и в культуре гриба в лаборатории при пониженной температуре. Сумки имеют двойную оболочку и содержат по восемь аскоспор такого же типа, как и конидии гриба, но цилиндрической или булавовидной формы.

Стемфилий сарцинообразный (*S. sarciniforme*), в отличие от предыдущего вида, встречается на более ограниченном круге растений-хозяев, принадлежащих преимущественно к семейству бобовых. Его конидии более округлой формы, чем у стемфилия обильнокистевого, с гладкой оболочкой и без сужения у поперечной перегородки.

Гриб вызывает пятнистость листьев клевера лугового, внедряется в растение через эпидермальные клетки. В пораженных листьях содержание белка снижается в 3 раза. Сильное поражение вызывает массовую потерю листьев. Часто гриб зимует в стадии хламидоспор, выживаемость которых около 20 месяцев. Конидии теряют способность прорасти через 5 месяцев.

Сумчатая стадия стемфилия сарцинообразного не найдена.

Род Фузарий (*Fusarium*)

У многих видов рода *фузарий* (*Fusarium*) имеются только конидиальные спороношения и отсутствует половая стадия. (У других известны половые совершенные стадии.)

Конидиальное спороношение у фузариев чрезвычайно разнообразно по морфологии (табл. 46) и способу образования конидий. Грибы этого рода имеют два типа конидий — макро- и микроконидии.

Макроконидии образуются в воздушном мицелии на простых или ветвящихся конидиеносцах, или представляют собой скопления массы конидиеносцев в виде спородохиев, или образуют п и о н о т ы. Макроконидии большей частью с 3—5 перегородками, реже с 6—9, веретеновидные, веретеновиднo-серповидные, серповидные, реже ланцетовидные. У основания конидий имеется четко или слабовыраженная ножка, или конидии лишены ее. Верхняя клетка макроконидий имеет характерную форму: она удлиненная или заостренная, может быть тупая или клювовидная и другой формы. В массе макроконидии светлоокрашенные (бело-охряные, охряно-розовые, оранжевые, синие, сине-зеленые).

Микроконидии образуются обычно в воздушном мицелии на простых или сложных конидиеносцах, в цепочках или собраны в головки, а также часто в виде скоплений между гифами мицелия. Конидии одноклеточные, реже с одной и еще реже с 2—3 перегородками, обычно овальные, яйцевидные, эллипсоидные, реже шаровидные, грушевидные и веретеновидные.

Мицелий у этих грибов чаще белый, бело-розовый, розово-сиреневый или бурый.

Кроме того, у отдельных видов рода фузарий в мицелии (а иногда в конидиях) образуются хламидоспоры — одноклеточные части гиф, обособляющиеся от остальных клеток толстой оболочкой. Последние обычно бесцветные, реже окрашены в охряно-коричневые тона. Могут быть единичные или собраны в узлы, иногда в виде цепочек.

В некоторых случаях у этих грибов образуются склеротии — тесное скопление гиф роговидной консистенции беловатого, желтоватого, коричневого или синего цвета. Это покоящаяся стадия. Развиваются они чаще всего в тканях

субстрата или в почве и служат у этих грибов, как и хламидоспоры, для перезимовки и перенесения неблагоприятных условий, способствуя тем самым сохранению вида.

Грибы рода фузарий широко распространены в природе. Виды этого рода как и другие микроскопические грибы, участвуют в общем круговороте веществ в природе. Обладая большим разнообразием ферментов, они способны разрушать органические соединения. Отдельные виды рода фузарий обладают свойством синтезировать различные биологически активные вещества (например, витамины, антибиотики и токсины). Грибы этого рода развиваются преимущественно в почве, однако могут существовать на различных растительных и животных субстратах в воде и других местах обитания.

Фузарий сохраняется в почве, на растительных остатках, а частично и в самих растениях в виде мицелия, хламидоспор, а в случае наличия сумчатой стадии — в виде перитециев. Конидии этого гриба могут переноситься водой, насекомыми, орудиями производства и воздушными течениями. Лучшее развитие грибов из рода фузарий, как и многих других, происходит при повышенной влажности воздуха и почвы. Немаловажным фактором для их существования является также тепло. Сочетание необходимой температуры и влажности обуславливает массовое развитие этих грибов.

Род фузарий в целом представляет обширную биологически неоднородную группу грибов. Среди них есть и достаточно выраженные паразиты растений, и группы полупаразитов, способных поражать только ослабленные организмы, и, наконец, сапротрофы, живущие на растительных остатках, в почве и на отмерших частях растений. Известны фузари, паразитирующие на насекомых, а также вызывающие микозы и токсикозы человека и теплокровных животных.

Большинство грибов этого рода — фитотрофы (возбудители заболеваний растений). Фузари одного вида могут поражать растения из самых разнообразных семейств, вызывая у них различные патологические явления — гниль корней, семян, плодов, а также общее угнетение и преждевременное увядание. Тип проявления болезни зависит, с одной стороны, от видовой принадлежности патогенов, а с другой, от экологических условий, в которых они развивались. К наиболее распространенным фузариозным заболеваниям относятся гниль корней и трахеомикозное сосудистое увядание растений.

Разнообразная гниль корней сильнее всего проявляется в фазу всходов, но может также развиваться в течение всей вегетации растений. У пораженных всходов происходит побурение и загнивание корней, а также утончение прикорневой части стебля. Часто болезнь поражает и семядоли, на них образуются вдавленные красно-бу-

рые пятна, которые (при повышенной влажности) покрываются белым или бело-розовым налетом гриба. Подобную картину можно наблюдать при поражении всходов люпина, сои, фасоли и других бобовых культур. Часто гибель всходов происходит еще до выхода их на поверхность. При заражении растений в более поздние фазы наблюдается отставание растений в росте и развитии. У злаков, кроме загнивания корней, часто происходит отмирание стеблей, или наблюдается пустоколосость. Кроме того, пораженные корневой гнилью растения, как правило, легко выдергиваются из почвы. Заболевание встречается повсеместно, но наиболее интенсивно развивается на участках с тяжелыми почвами, а также в местах с избыточным увлажнением.

Наиболее распространенными возбудителями корневой гнили многих культур (например, гороха, фасоли, огурцов, дыни, арбузов, томатов) являются такие виды, как *F. avenaceum*, *F. solani*, *F. culmorum*, *F. gibbosum*, *F. semitectum*, *F. javanicum*, *F. heterosporum* и др. Один из основных возбудителей корневой гнили злаков — гриб *F. graminearum*. В северных районах возделывания хлебных злаков широко распространено заболевание под названием «снежная плесень», вызываемое грибом *F. nivale* (табл. 46). Болезнь приводит к выпреванию хлебов. В ряде случаев заболевание корней носит комплексный характер, т. е. наряду с фузариозной имеется бактериальная и вирусная инфекция.

Трахеомикозное увядание растений проявляется в период всходов, но чаще болезнь поражает растения на более поздних фазах их развития. Заболевание встречается преимущественно в районах с сухим и жарким летом. Наиболее характерно для этой болезни у большинства культур — понижение верхушки растений, потеря тургора листьев, их пожелтение, увядание и полное усыхание. Увядание часто проявляется очагами. При поражении растений до цветения они задерживаются в росте и развитии, при этом болезнь может развиваться сравнительно медленно (хроническая форма). На более поздних фазах при повышенной температуре и недостатке влаги она может протекать более интенсивно и гибель растений наступает очень быстро (в течение 6—7 дней).

Гибель растений, пораженных трахеомикозным увяданием, происходит преимущественно за счет токсинов, а также вследствие закупорки проводящих сосудов гифами гриба. На поперечном срезе пораженного стебля наблюдается побурение сосудистой системы. Гриб способен распространяться по сосудам вверх. Больные растения легко выдергиваются из почвы, но основной корень остается, как правило, внешне здоровым, тогда как мелкие корешки буреют и загнивают.

Пораженные трахеомикозным увяданием растения обычно не образуют плодов и зерновок

либо имеют недоразвитые плоды и зерновки со щуплыми семенами.

Заболевание чрезвычайно широко распространено и поражает самые разнообразные культуры (пшеница, рожь, рис, бобы, горох, соя, люцерна, дыня, арбуз). Его также считают одним из вредоноснейших заболеваний льна и хлопчатника. У последнего при поражении, кроме симптомов, описанных выше, на листьях образуются желтые жилки, а участки тканей между ними остаются зелеными, отчего лист становится сетчатым. Фузариозное увядание картофеля также довольно распространенное заболевание на юге и юго-востоке нашей страны.

В закрытом грунте от этого заболевания часто погибает рассада капусты и томатов. В теплицах и парниках известны также трахеомикозные заболевания многих цветочных растений (астр, гвоздики, левкоев, цикламенов и др.). В питомниках от фузариозного увядания погибают сеянцы хвойных пород.

Возбудитель трахеомикозного увядания — гриб *F. oxysporum* и его многочисленные формы.

Болезни плодов и семян, вызываемые фузарием, причиняют большой вред. У большинства культур заражение происходит в тот период, когда растения находятся еще на корню, и чаще всего в районах с влажной второй половиной лета или в годы с повышенным количеством осадков в тот же период. В основном это бывает у зерновых и бобовых культур. Например, при поражении злаков грибом *Fusarium graminearum* колоски приобретают белесоватую окраску и на них развиваются розовые или оранжевые подушечки, состоящие из спороношения гриба. Через некоторое время на пораженных колосках появляются темные скопления плодовых тел (перитециев), представляющих собой сумчатую стадию возбудителя — *Gibberella zeae*. Подобную картину можно наблюдать и при поражении зерновок риса *F. moniliforme* с сумчатой стадией *G. fujikuroi*. Пораженное зерно становится щуплым, теряет нежность, приобретает ядовитые свойства, его нельзя употреблять в пищу.

Заражение семян бобовых культур также чаще происходит в полевых условиях в момент созревания плодов, которые являются благоприятным субстратом для развития патогена. На створках бобов появляется белый, бело-розовый налет гриба. При повышенной влажности его мицелий проникает внутрь бобов, поражая семена. Последние становятся щуплыми, теряют всхожесть или дают больные проростки. Такие семена служат источником инфекции и приводят к гибели всходы и взрослые растения.

Развитие фузариозов у естественно зараженных семян может продолжаться при хранении в условиях повышенной влажности, причем здесь происходит и перезаражение. Поражение семян вызывают все грибы рода фузарий. Особен-

но часто на бобовых встречаются виды *F. avenaceum*, *F. solani*, *F. culmorum*, *F. oxysporum*. *F. sporotrichiella* встречается на семенах бобовых культур довольно редко, но он заслуживает особого внимания, так как этот патоген может оказывать токсическое действие на организм человека и животных.

Некоторые грибы рода фузарий поражают коробочки плодов. Подобное явление наблюдают на льне, хлопчатнике, кенафе и конопле. Семена льна становятся ядовитыми, и из них получается так называемое «пьяное масло», а при поражении коробочек хлопчатника и других технических культур происходит загнивание как семян, так и содержащегося в коробочках волокна. Это приводит к снижению качества и количества урожая.

Часто наблюдается поражение семян, плодов и корнеплодов грибами этого рода в условиях хранения. К широко распространенным заболеваниям, развивающимся во время хранения, относятся **кагатная гниль** свеклы и **сухая гниль** картофеля. Кагатная гниль проявляется в отмирании и разложении тканей корня, которые теряют сахар и становятся совершенно непригодными для производства. Возбудитель заболевания — гриб *F. culmorum*. Сухая гниль картофеля характеризуется образованием на клубнях бурых пятен, слегка вдавленных позднее, на поверхности которых образуются выпуклые подушечки белого или кремового цвета, состоящие из грибицы и большого количества спор гриба. Чаще всего возбудителями болезни бывают *F. solani*, *F. solani* var. *coeruleum* и *F. avenaceum*.

Интоксикация сельскохозяйственных продуктов, вызванная фузарием, может стать причиной отравления людей и животных. Заболевание людей, связанное с употреблением в пищу зерна с токсическими свойствами, называют «пьяным хлебом». Отравление людей сопровождается головными болями, головокружением, общей слабостью и расстройством желудка. Причина заболевания — гриб *F. graminearum* и некоторые близкие к нему виды (например, *F. avenaceum* и *F. nivale*). Они развиваются на хлебных злаках еще в поле.

Заражение озимых происходит от инфекции, находящейся в почве в мицелии или на остатках растений в виде мицелия, конидий или сумкоспор в перитециях. Токсические свойства приобретают семена всех хлебных и кормовых злаков. Симптомы отравления часто наблюдаются и у многих домашних животных при поедании ими токсичного зерна или корма, в которых накапливается опасный для здоровья человека **вомитоксин**.

Заболевание людей **алиментарно-токсической алейкией** также связано с употреблением в пищу перезимовавшего в поле зерна,

пораженного грибом *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides*. После перезимовки токсичными свойствами обладают все хлебные злаки, но особенно просо. У людей, работающих с таким зерном, наблюдается раздражение слизистых оболочек носовой полости и верхних дыхательных путей. Часто это заболевание сопровождается кровотечением из носа, чиханием и кашлем. Скармливание такого зерна лошадям, крупному рогатому скоту приводит к их отравлению и даже к гибели.

Известны также фузарии, паразитирующие на грибах. Например, *F. sporotrichiella* успешно развивается на ржавчинных и головневых грибах.

Фузарий может быть возбудителем кожных заболеваний на человеке, вызывая всевозможные виды дерматитов.

Известны представители рода фузариум как грибы, поселяющиеся на книгах и вызывающие их порчу. Некоторые из фузариев развиваются и на кожаных изделиях. Кроме того, среди многочисленных микроорганизмов, вызывающих загрязнение воды, встречается также фузарий.

Микоризные грибы играют положительную роль в питании высших растений. Наряду с широко распространенным представлением о фузариях как о факультативных паразитах, высказывается мнение об их фитосимбиотрофной природе и принадлежности к микоризным грибам. Некоторые виды рода фузарий развиваются в корневой зоне растений или на их корнях и не всегда обладают паразитическими свойствами. Эти грибы накапливаются в почве при длительном выращивании растений и используют в качестве пищи не только органические вещества почвы, но и корневые выделения растений. Находясь в тесном контакте с клетками корня, фузарий усваивает их питательные вещества и в то же время предоставляет растению соединения, необходимые для его развития. Таким образом, тот фузариум, который развивается в тканях корней определенных растений и не оказывает губительного действия на рост и развитие последних, может быть отнесен к микоризным или фитосимбионтным грибам. Например, грибы *F. sambucinum* и *F. heterosporum*, развивающиеся на корнях пшеницы, оказывают положительное влияние на рост и развитие последней и особенно на ее корневую систему. Многие представители рода фузарий являются лишь спутниками возбудителей болезней. Так из многочисленных видов грибов этого рода, участвующих в поражении свеклы кагатной гнилью, не все являются патогенными.

Грибы рода фузарий могут продуцировать биологически активные вещества, которые применяют в сельском хозяйстве. Например, свойство гриба *F. moniliforme* оказывать стимулирующее действие на рост растений было использовано для

получения стимулятора роста — гиббереллина.

Грибы рода *Fusarium* часто образуют антибиотки.

ВОДНЫЕ ГИФОМИЦЕТЫ

Водные гифомицеты являются составной частью экологической группы водных грибов, куда, помимо представителей несовершенных грибов, входят также представители классов хитридиомицетов (*Chytridiomycetes*), оомицетов (*Oomycetes*), сумчатых (*Ascomycetes*) и базидиальных (*Basidiomycetes*) грибов.

Отдельные виды водных гифомицетов были известны еще с конца XIX в. (*Tetracladium marchalianum*, *Anguillospora longissima*, *Lemonniera aquatica*, *Clavariopsis aquatica* и др.), хотя их во многих случаях принимали за водоросли. Как группа, насчитывающая несколько десятков видов и повсеместно распространенная в водоемах различных типов, водные гифомицеты были открыты английским микологом Ц. Инголд только в 1940 г. Исследуя под микроскопом каплю воды из пробы, отобранной в июле в 1940 г. в небольшом ручье возле города Лейчестера (Великобритания), Инголд обнаружила в ней споры 20 различных видов, среди которых преобладали необычные, бесцветные, четырехлучевые. Но происхождение этих спор оставалось невыясненным: попали ли они в водоем из воздуха или образовались на каком-либо из субстратов, погруженных в воду. И лишь в ноябре 1940 г. в результате тщательного просмотра всех извлеченных из водоема субстратов было обнаружено, что на гниющих в воде листьях ольхи обильно развиваются типичные для гифомицетов конидиеносцы, на которых образуются многочисленные конидии, по форме идентичные спорам, обнаруженным ранее в воде ручья. Начиная с 1942 г., ученые интенсивно изучают водные гифомицеты в водоемах всех (кроме Антарктиды) континентов земного шара. В честь Ц. Инголд, выдающегося исследователя этой группы грибов, Е. Дескальз и Дж. Уэбстер в 1981 г. назвали водные гифомицеты инголдианскими грибами. В настоящее время это название достаточно широко используется в научной литературе.

В водных местообитаниях гифомицеты развиваются преимущественно на погруженных в воду гниющих, так называемых «скелетонизированных» листьях не только ольхи, но и практически всех древесных и кустарниковых листопадных пород. Долгое время считали, что эти грибы не развиваются на погруженных в воду остатках хвойных деревьев. В последнее десятилетие исследования по выяснению спектра субстратов, которые могут заселять водные гифомицеты в водотоках различных типов, показали способность этих грибов колонизировать такие субстраты, как

погруженные в воду хвойники, веточки, ветки древесины видов сосны (*Pinus*), ели (*Picea*), секвойи (*Sequoia*), псевдотсуги (*Pseudotsuga*) и др. Однако наличие в этих остатках хвойных веществ фенольной природы, ингибирующих рост водных гифомицетов, обуславливает довольно бедный видовой состав грибов этой группы, представленных здесь обычными широко распространенными видами. Вообще погруженные в воду субстраты, на которых развиваются водные гифомицеты, весьма разнообразны: это остатки высших водных растений и веточки различных древесных пород, газетная бумага и косточки слив, чешуйки лука, клубни картофеля и т. д. Наконец, водный гифомицет из рода тетракладий *Tetracladium marchalianum* был обнаружен на икре пеляди (*Coregonus peled*) в аппаратах Вейса для инкубации икры.

Водные гифомицеты распространены в водоемах различных типов: реках, ручьях, озерах, прудах, причем встречаются они не только в пресноводных, но и в солоноводных бассейнах (соленых озерах, эстуариях), но значительно реже.

Наиболее благоприятным местообитанием для водных гифомицетов служат хорошо аэрируемые ручьи лесных долин с довольно быстрым течением воды и с большим количеством скелетонизированных листьев. Однако со временем оказалось, что эколоическая приуроченность грибов этой группы не ограничивается водной средой обитания. Многие так называемые водные гифомицеты обнаруживаются в наземных местообитаниях, преимущественно в лесной подстилке и листовном опаде в виде отделившихся конидий. При этом зачастую площади, где производился отбор проб, в которых выявлены конидии, значительно удалены от какого бы то ни было водоема или водотока. Идентичная картина отмечена как в тропических, так и в умеренных районах земного шара. Экспериментальные исследования позволили установить интересную закономерность: виды грибов этой группы, которые чаще других встречаются в наземных местообитаниях, например такие, как тетракладий (*Tetracladium marchalianum*), трикладий (*Tricladium splendens*), гелискус (*Heliscus lugdunensis*) и другие, не обладают повышенной жизнеспособностью по сравнению с видами, которые в наземных условиях отмечены редко или вообще там не обнаружены. Аналогичные результаты получены и при перенесении в наземную среду естественно инфицированных водными гифомицетами листьев из ручья.

На основании лабораторных экспериментов и натурных наблюдений показано, что конидии водных гифомицетов приурочены к тонким пленкам воды, покрывающим листья в лесной подстилке и листовном опаде. Физико-химические особенности монослойных веществ в водных пленках на листьях подстилки делают возможным горизонтальное и вертикальное продвижение конидий по этим пленкам и, таким образом, приводят

к их локальному распространению в подстилке. Распространение в подстилке конидий водных гифомицетов связано с наличием у них поверхностно-активных слизистых споровых масс. Вопрос о том, образуются ли конидии водных гифомицетов в подстилке или же попадают туда из водотоков, до настоящего времени остается открытым, хотя наиболее вероятным представляется занос их из водотоков в результате выброса и разрыва пузырьков воздуха, к нижней поверхности которых прикреплены конидии. Все это свидетельствует о гетерогенности группы, представители которой встречаются как в водных, так и в наземных условиях обитания, хотя в последних водные гифомицеты связаны с пленочной и капиллярной водой.

В водных условиях бесцветный септированный мицелий водных гифомицетов развивается в гниющих тканях листа, образуя многочисленные конидиеносцы, которые выходят из листа в воду обычно под прямым углом к его поверхности. Особенно обильно конидиеносцы развиваются на черешке и главных жилках листа. Конидиеносцы водных гифомицетов обычно находятся под водой. Здесь же под водой, на них образуются необычные по форме бесцветные конидии. Они имеют специфическое четырехлучевое (тетрадиальное), реже трехлучевое (трирадиальное), многократно разветвленное или сигмоидное строение (рис. 267).

Значительно реже встречаются конидии, имеющие обычное строение, т. е. конидии сферической, эллипсоидной или цилиндрической формы.

По типу онтогенеза четырехлучевые конидии водных гифомицетов принадлежат к алевриоспорам. Очень часто у водных гифомицетов четырехлучевые конидии со сходным типом строения отличаются по типу онтогенеза, и наоборот, придиновом типе онтогенеза конидии имеют различный четырехлучевой тип строения. Так, у представителей родов *клавариопсис* (*Clavariopsis*) — *C. aquatica* и *клататоспора* (*Clavatospora*) — *C. longibrachiata* четырехлучевые конидии имеют исключительное сходство в морфологическом строении. У обоих видов они состоят из клиновидной, расширенной на верхушке главной оси, от которой отходят удлиненно-цилиндрические, очень узкие, равномерной ширины боковые ответвления. В то же время по типу онтогенеза конидии родов *клавариопсис* и *клататоспора* четко отличаются друг от друга: у первого они являются алевриоспорами, у второго — фиалоспорами.

Четырехлучевые споры водных гифомицетов имеют определенное биологическое значение. Есть предположение о двоякой роли четырехлучевых конидий для выживания водных гифомицетов в условиях водной среды. Споры такого строения дольше парят в слоях воды, медленнее оседают на дно, в результате чего распространяются на большое расстояние. Такие споры легче закрепляются на подходящих для их развития субстратах,

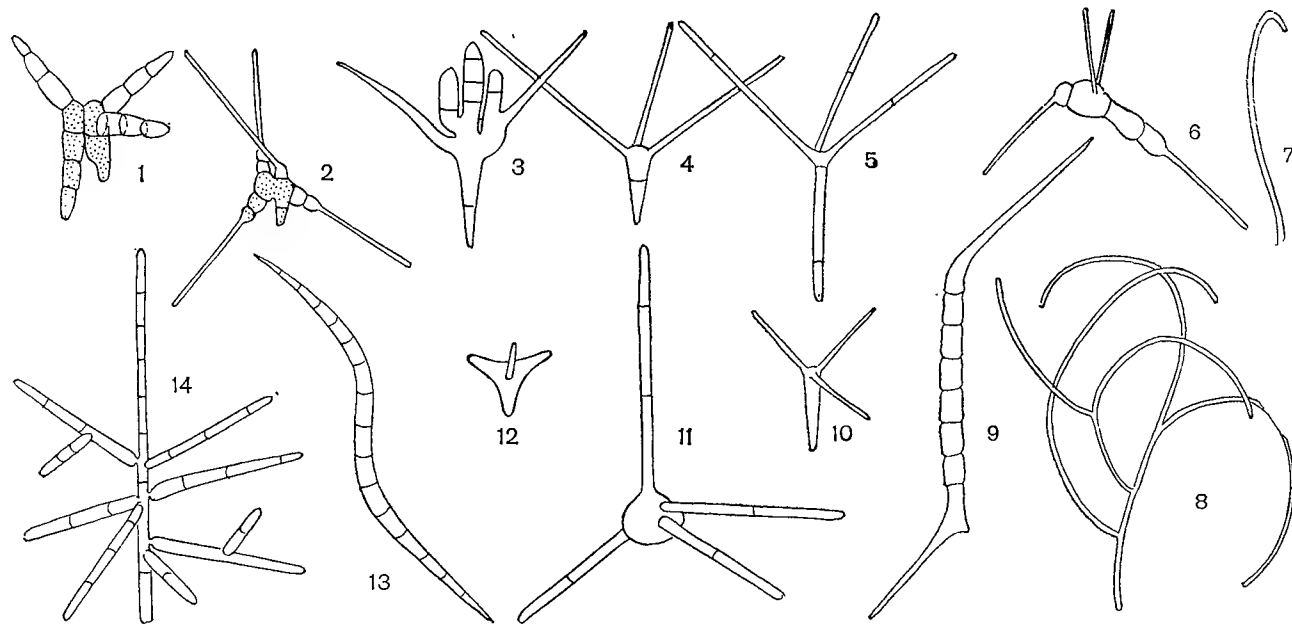


Рис. 267. Конидии водных гифомицетов:
1—6 и 10—12 — четырехлучевые и трехлучевые; 7, 9, 13 — сигмоидные; 8, 14 — многократно разветвленные.

чем споры шаровидной, эллипсоидной или цилиндрической формы, которые легко смываются с субстрата потоком воды. Доказательством значения четырехлучевой, многократно разветвленной и сигмоидной формы конидий для распространения водных гифомицетов в водоемах является тот факт, что конидии именно такой формы преимущественно аккумулируются в своеобразных ловушках — поверхностной пленке и пене рек и ручьев.

Часто можно наблюдать в проточных водоемах, где образуются естественные плотины из камней, упавших в воду стволов деревьев, веток, листьев, обильные скопления пены и пленки. Характерной особенностью этих образований является повышенное поверхностное натяжение, с помощью которого конидии водных гифомицетов улавливаются и задерживаются в пене и пленке. Количество конидий, среди которых преобладают четырехлучевые, многократно разветвленные и сигмоидные, в старой пене, особенно осенью во время максимального развития водных гифомицетов на гниющих в воде листьях, достигает многих десятков тысяч в 1 мл. Конидии, задержавшиеся в пене или пленке от оседания на дно в месте их образования, затем током воды распространяются на некоторое расстояние, в большей или меньшей мере удаленное от места их образования.

Косвенным подтверждением правильности этих гипотез служит обилие спор со щетинками, ответвлениями, разветвленными слизистыми обертками и т. п. у грибов из разных систематических групп, приспособившихся к существованию в пресноводных и солоноводных бассейнах.

Аналогичное биологическое значение имеют, по-видимому, и сигмоидные споры водных гифомицетов. Споры такой формы также встречаются у пресноводных и морских сумчатых грибов.

Четырехлучевое строение конидий имеет биологическое значение для водных гифомицетов и в наземных условиях подстилки. Высказано предположение, что: 1) такое строение способствует отделению конидий под действием направленных книзу токов воды поверхностных пленок; 2) оно обеспечивает минимальное соприкосновение поверхности конидии с субстратом и максимальную экспозицию ее вновь образующимся пленкам воды.

Специфическое строение конидий водных гифомицетов — один из поводов для выяснения возможных путей их возникновения как самостоятельной экологической группы. Предполагают, что водные гифомицеты перешли к существованию в водной среде после продолжительного в историческом понимании существования в наземных условиях, т. е. они являются ремигрантной группой. Такой переход, по мнению Ц. И. Н. Голд и В. Кокс, происходил постепенно, главным образом во время осеннего листопада, когда эпифильные наземные гифомицеты вместе с листьями, на которых они развивались, попадали в воду рек, ручьев и других водоемов. Многократное повторение этого процесса привело к возникновению у грибных организмов новых морфологических и физиолого-биохимических признаков, которые соответствовали требованиям водной среды и способствовали выживанию грибов в этой среде.

К новым морфологическим приспособлениям и особенностям, появившимся у водных гифомицетов, следует отнести длинные ответвления конидий, придающие им вид действительно четырехлучевых и содействующие их выживанию и распространению в водоемах с быстрым течением воды.

В качестве конкретных примеров возможного перехода эпифильных гифомицетов от наземного существования к водному можно рассмотреть два вида: из рода *трипосперм* (*Tripospermum*) — *T. myrtii*, который в наземных условиях развивается как сапротроф на листьях смоковницы (*Ficus carica*), а во время осеннего листопада его конидии в обилии обнаруживаются в воде ручьев; гриб из рода *кампилоспора* (*Campylospora*) *C. chaetocladia* — типичный водный гифомицет, обнаруженный только в водной среде.

Четырехлучевые конидии кампилоспоры отличаются от конидий трипосперма только наличием длинных ответвлений, а в остальном строение конидий этих грибов очень сходно. Такое сходство конидий послужило основой для предположения о происхождении грибов рода кампилоспора от грибов рода трипосперм в результате постепенного развития у них удлинённых и заостренных на концах ответвлений при попадании конидий трипосперм в воду. По-видимому, аналогичным образом в процессе постепенного перехода от наземного образа жизни к водному возникли и другие водные гифомицеты с их четырехлучевыми конидиями.

Вполне возможно, что окончательное формирование экологической группы водных гифомицетов еще не завершено. Между гифомицетами, весь жизненный цикл которых проходит в водоеме, и гифомицетами, которые развиваются только в наземных условиях существования, имеется множество переходных форм, ведущих амфибийный образ жизни или способных развиваться как в воде, так и на суше. Так, в почве и подстилке были обнаружены представители водных гифомицетов из родов *варикоспориум* (*Varicosporium*) — *V. elodeae*, *тетракладий* (*Tetracladium*) — *T. setigerum*, *алатоспора* (*Alatospora*) — *A. acuminata*, *трицеллула* (*Tricellula*) — *T. aquatica*. С другой стороны, на погруженных в воду ручьев гниющих листьях были обнаружены типично наземные, в основном почвенные, гифомицеты из родов *фиалоцефала* (*Phialocephala*) — *Ph. bactrospora*, *стахитомпус* (*Stachybotrys*) — *S. atra*, *альтернария* (*Alternaria*) — *A. alternata* и др. Довольно часто в воде ручьев встречается гифомицет из рода *микосентроспора* (*Mycoscentrospora*) — *M. ascerina*, сапротрофно развивающийся на погруженных в воду гниющих листьях различных древесных пород. Этот же гриб в наземных условиях развивается на корнеплодах моркови, петрушки и пастернака при их хранении.

Все эти примеры показывают отсутствие чет-

кого разграничения между группами водных и наземных гифомицетов и возможность постепенного перехода некоторых наземных гифомицетов к водному образу жизни и в настоящее время с образованием специфических для водных гифомицетов четырехлучевых, многократно разветвленных или сигмоидных конидий. Четырехлучевая форма и многократно разветвленная и сигмоидная форма конидий водных гифомицетов оказались наиболее пригодными для осуществления распространения видов в условиях водной толщи. Условия водной среды настолько специфичны и однозначны, что благодаря их влиянию сходные по форме структуры, функцией которых является распространение видов в водоемах, возникли независимо в ходе эволюции разных, часто довольно удаленных друг от друга систематических групп грибов, приспособившихся к существованию в воде.

Для многих несовершенных грибов, в том числе и для гифомицетов, характерно явление плеоморфизма. У некоторых видов грибов из родов *клавариопсис* — *Clavariopsis aquatica*, *трикладий* (*Tricladium*) — *T. gracile*, *варикоспориум* — *Varicosporium giganteum* — известны дополнительные несовершенные стадии. Водные гифомицеты в культуре могут образовывать склероции. Некоторые водные гифомицеты в условиях культуры на различных питательных средах образуют совершенную сумчатую стадию (телеоморфу). Путем выращивания в культуре на искусственных питательных средах, с одной стороны, водных гифомицетов (анаморф), а с другой — водных и амфибийных сумчатых грибов, удалось установить генетическую связь между ними, показать полный цикл развития гриба. Телеоморфы водных гифомицетов принадлежат к аскомицетам из родов *нектрия* (*Nectria*), *моллизия* (*Mollisia*), *массарина* (*Massarina*), *короллоспора* (*Corollospora*), *гименоцифус* (*Hymenoscyphus*), *галосферия* (*Halosphaeria*), *миладина* (*Miladina*), *пезолома* (*Pezoloma*), *орбилия* (*Orbilina*) и др. а также базидиомицетам из родов *лентоспоромицес* (*Leptosporomyces*), *систотрема* (*Sistotrema*). Особенностью поведения водных гифомицетов в культуре служит образование большинством из них на твердых питательных средах только неспороносящего мицелия. Образование конидий наблюдается в том случае, если кусочек мицелия вместе с агаром питательной среды перенести в сосуд со стерильной водой.

Водные гифомицеты играют немаловажную роль в самоочищении водоемов от растительных остатков, в первую очередь от листового опада, который ежегодно в обилии поступает в реки, ручьи, озера, пруды и водоемы других типов. Исследования по физиологии водных гифомицетов показывают, что все вещества, необходимые для роста этих грибов в качестве источников углерода и азота, они получают из погруженных в воду листьев, используя растительные белки

и аминокислоты. Кроме того, водные гифомицеты в основном витаминоавтотрофы, что также дает им определенные преимущества по сравнению с водными грибами других систематических групп при заселении и разложении органических остатков.

Интенсивное развитие водных гифомицетов на погруженных в воду свежеепоавших, гниющих, скелетонизированных листьях, на ветвях, остатках высших водных растений предполагает участие их в разложении растительных остатков, а следовательно, позволяет априорно предполагать наличие у них целлюлозолитической, лигнинолитической и (или) пектолитической активности. В последнее десятилетие при изучении физиологии водных гифомицетов значительное внимание уделяется экспериментальным доказательствам их способности продуцировать ферменты и усваивать вещества из различных целлюлозо- и лигнинсодержащих субстратов. Установлено, что водные гифомицеты из родов *флагеллоспора* (*Flagellospora*), *гелискус* (*Heliscus*), *лемонниера* (*Lemonniera*) и некоторых других являются активными продуцентами пектиназы. *Tetracodium marchalianum* образует пектинтрансэлиминазу, виды родов *артикулоспора* (*Articulospora*), *лемонниера* и *микоцентроспора* (*Mycocentrospora*), *тетрачет* (*Tetrachaetum*), *варикоспорий* — полигалактуроназу и пектинлиазу. Благодаря высокой ферментативной активности штаммы вышеперечисленных водных гифомицетов осуществляют деструкцию целлюлозы и пектина — основных компонентов клеточной оболочки листьев и хвои, а некоторые из них разлагают также карбоксиметилцеллюлозу, ксилан, полигалактуроновую кислоту — продукты превращения целлюлозы и пектина.

Для видов водных гифомицетов из родов *ангвиллоспора* (*Anguillospora*), *дактилелла* (*Dactylella*), *диморфоспора* (*Dimorphospora*), *гьерффелла* (*Gyoefffella*), а также *тетракладий* (*Tetracodium*) и *трикладий* (*Tricladium*) показана способность разлагать лигнин и его производные (индулин, перитан). Эти сведения вскрывают механизмы, с помощью которых водные гифомицеты осуществляют процесс самоочищения водоемов от аллохтонного органического вещества, участвуют в биологическом круговороте.

Тесно связано с участием в разложении поступающего в водоемы листового опада значение водных гифомицетов в качестве одного из звеньев в трофической цепи биогидроценоза. Мицелий водных гифомицетов, пронизывающий ткани гниющих в воде листьев, используется как белковый корм различными видами беспозвоночных-детритофагов. Об этом свидетельствуют данные довольно многочисленных экспериментов по фагопреферендуму и по выеданию водных гифомицетов бокоплавами. В этих опытах установлено, что листья с живыми водными гифомицетами являются наиболее предпочтительной пищей. По отношению к широко распространенным, обильным видам

водных гифомицетов бокоплавы выступают как традиционные хищники, выедающие эти грибы. Таким образом, водные гифомицеты имеют конкретную сферу деятельности в функциональной структуре водотоков, выступая, с одной стороны, в качестве организмов-деструкторов, а с другой — в качестве пищевого компонента для других гидробионтов.

Известна роль грибов в качестве индикаторов разных типов и степеней загрязнения воды в водоемах. Водные гифомицеты *Lunulospora curvula*, *Lemonniera aquatica*, *Tricladium anomalum*, *Clavatospora longibrachiata* и другие служат показателями загрязнения водоемов отходами крахмалопаточного производства. Органические промышленные и бытовые стоки, поступающие в водохранилища, реки и каналы, элиминируют водные гифомицеты из состава микобиоты, снижая количество растворенного в воде кислорода.

Водный гифомицет из рода *микоцентроспора* (*Mycocentrospora*) — *M. ascerina*, обычно развивающийся как сапротроф на погруженных в воду листьях, вызывает гниль моркови, петрушки и пастернака в овощехранилищах, причем патогенными являются штаммы, выделенные не только из почвы или пораженных корнеплодов, но и из гниющих в воде листьев.

Сравнительно недавно открытая группа водных гифомицетов, несмотря на усиленное внимание к ней исследователей, все же во многих аспектах изучена еще недостаточно. Поэтому по ряду вопросов, связанных, в частности, с формированием этой группы, приходится говорить предположительно. Нет сомнения, что дальнейшие углубленные исследования водных гифомицетов раскроют интереснейшие моменты морфологии, биологии и экологии этой группы.

ХИЩНЫЕ ГИФОМИЦЕТЫ

Хищничество, редкое среди растений, известно у некоторых грибов. Грибы, способные поймать, убить и использовать в пищу микроскопических животных — нематод, коловраток, простейших или мелких насекомых (*Collembola*), объединяются в эколого-трофическую группу хищных грибов. Большинство представителей этой группы — гифомицеты, однако сюда относятся и представители других таксономических групп — зигомицеты (порядок зоопаговые — *Zoopagales*), некоторые оомицеты, хитридиомицеты и базидиомицеты (виды из рода нематоктонус — *Nematotonus*). Эта эколого-трофическая группа достаточно четко отграничена от эндопаразитов нематод и других мелких животных, среди которых представлены как хитридиомицеты (*Catenaria*) и оомицеты (*Myzocyttium*), так и дейтеромицеты (*Verticillium*, *Harposporium*, *Meria* и др.). Эндопаразиты нематод известны и среди базидиомицетов — это некоторые виды уже упоминавшегося рода нематоктонус.

Мицелий хищных грибов развивается в почве, на растительных остатках и других субстратах, но часть питания они получают из тканей пойманной ими жертвы. Тело жертвы представляет для них, как и для хищных животных, только пищу, а не среду обитания, как для паразитов. Захват жертвы хищником (в данном случае грибом) представляет единичный акт, а не процесс совместного существования, как при паразитизме. В противоположность хищным грибам, эндопаразиты нематод и других мелких животных не образуют во внешней среде мицелия. Там встречаются только их споры, которые и вызывают заражение хозяина, приликая к поверхности его тела или заглатываясь им.

Первые описанные в литературе хищные грибы — *артроботрис пышный* (*Arthrobotrys superba*) и *артроботрис малоспоровый* (*A. oligospora*) — долгое время считали обычными сапротрофными грибами. М. С. Воронин наблюдал на мицелии второго из них образование колец и сетей, описанных им подробно в 1869 г. Позднее, в 1871 г., такие же кольца и сети наблюдал Н. В. Сорокин. Роль этих сетей в улавливании нематод была показана работами немецкого ученого В. Цопфа в 1888 г. Однако систематическое изучение этой необычной группы грибов было начато значительно позднее, после появления в 30-х гг. нашего века первых работ американского ученого Ч. Дрексlera по морфологии и систематике хищных грибов. За прошедшие с тех пор более пяти десятилетий были выяснены многие вопросы таксономии, биологии, экологии и географии хищных грибов.

Вегетативный мицелий хищных грибов состоит из обильно ветвящихся септированных гиф толщиной не более 5—8 мкм. В старых гифах нередко образуются хламидоспоры. На мицелии развиваются различные ловчие приспособления, описываемые ниже. Конидии у хищных грибов развиваются на вертикально стоящих конидиеносцах различного строения и имеют одну или несколько перегородок. У грибов рода *артроботрис* (*Arthrobotrys*) конидии двухклеточные. Первая конидия образуется бластогенно на вершине конидиеносца, затем ниже ее возникает новая точка роста и развивается новая конидия. Этот процесс повторяется многократно, в результате чего образуется гроздь конидий на вершине конидиеносца, часто утолщенной и бородавчатой. Если в одной из последовательных точек роста происходит пролиферация конидиеносца и этот процесс повторяется, на конидиеносце образуется серия утолщенных узлов, несущих конидии (рис. 268). У представителей рода *дактилярия* (*Dactylaria*) на вершине конидиеносца образуется группа многоклеточных конидий, расположенных на стеригмах или бородавчатых выростах конидиеносца, а для видов рода *монакроспориум* (*Monacrosporium*) характерно образование на вершине конидиеносца

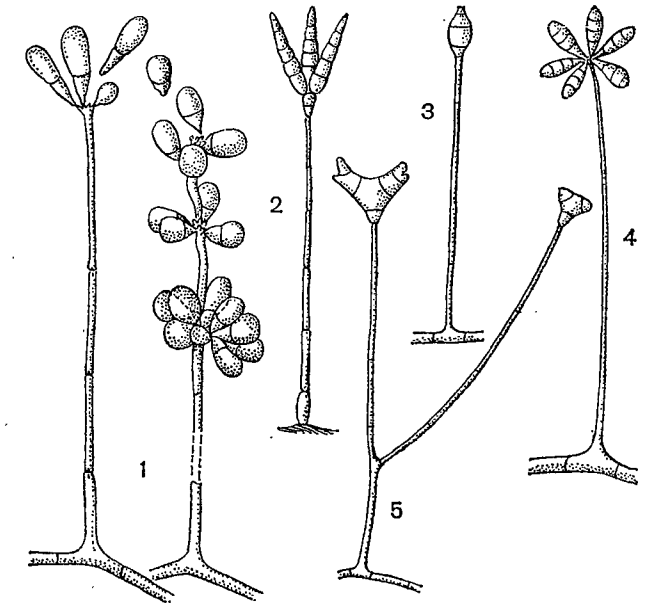


Рис. 268. Конидиальные споронии хищных грибов: 1 — *артроботрис* (*Arthrobotrys*); 2 — *тридентария* (*Tridentaria*); 3 — *монакроспориум* (*Monacrosporium*); 4 — *дактилярия* (*Dactylaria*); 5 — *трипоспорина* (*Triposporina*).

одиночной многоклеточной конидии, часто с более крупной центральной клеткой (рис. 268). Кроме того, к хищным гифомицетам относятся представители родов *тридентария* (*Tridentaria*) и *трипоспорина* (*Triposporina*) со звездчатыми спорами (рис. 268) и другие грибы.

Жертвы хищных грибов — обычно сапрозойные нематоды или свободноживущие личинки нематод, патогенных для растений, животных и человека. Реже грибы ловят амёб или других мелких корненожек, а некоторые — мелких насекомых. Таков, например, *артроботрис насекомоядный* (*Arthrobotrys entomophaga*), улавливающий коллембол (*Collembola*).

Часто хищные грибы улавливают животных, значительно превосходящих их по размерам. Размеры нематод (круглых червей), улавливаемых грибами, — 0,1—1,0 мм, а толщина гиф этих грибов не более 8 мкм. Улавливание таких крупных подвижных и сильных жертв, как нематоды, стало возможно в результате приобретения грибами в процессе эволюции различных специализированных ловчих приспособлений. Строение аппаратов-ловушек у хищных гифомицетов разнообразно, по механизму действия они могут быть трех типов.

Наиболее распространены у хищных гифомицетов клейкие ловушки. В простейшем случае это недифференцированные боковые выросты гиф, покрытые клейким веществом (*Arthrobotrys perpaeta*, *Monacrosporium cionopagum*). Другие хищные гифомицеты образуют ловчие аппараты в виде ма-

леньких овальных или шаровидных клейких головок, сидящих на коротких двухклеточных веточках мицелия (*Monacrosporium ellipsosporum*, A. entomorphaga, рис. 269). Но самый распространенный тип клейких ловушек — клейкие сети, состоящие из большого числа колец. Такие сети образуются в результате обильного ветвления гиф, веточки которых загибаются и анастомозируют с соседними веточками или родительской гифой, образуя сложную трехмерную сеть из многочисленных колец (рис. 269). Поверхность гиф сети покрыта клейким веществом. Предполагают,

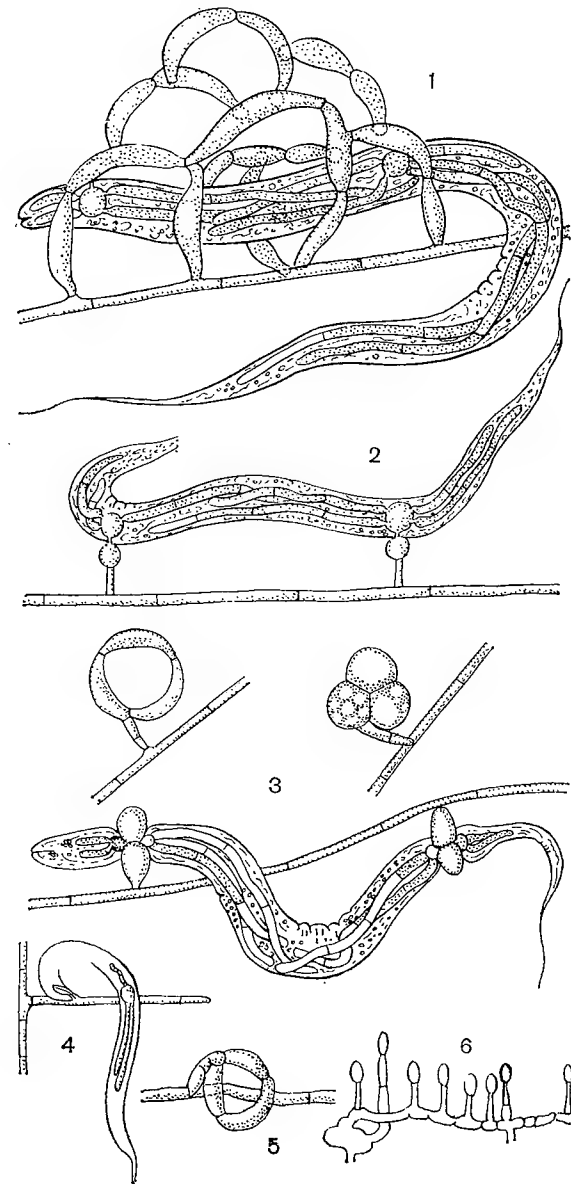


Рис. 269. Типы ловушек хищных грибов:
1 — клейкие трехмерные сети; 2, 6 — клейкие головки; 3 — сжимающиеся кольца; 4 — клейкие выросты гиф; 5 — несжимающиеся кольца.

что по происхождению оно близко к смолам и гутте, а его биосинтез тесно связан с терпеновым обменом (З. Э. Б е к е р). Такого типа ловушки известны у многих видов из рода артротрис, например у часто встречающегося во всех районах земного шара артротриса малоспорового. Сети часто достигают крупных размеров, и вероятность попадания в них многочисленных и подвижных нематод очень велика.

Процесс улавливания нематоды клейкими сетями напоминает ловлю мух на липкую бумагу. Прикоснувшись к сети, нематода прилипает к ней. Пытаясь освободиться, она активно двигается, извивается и все больше прилипает к сети. Через некоторое время ее движения становятся вялыми, наконец нематода перестает двигаться. Вскоре после захвата нематоды клейкой сетью из этой сети развивается гифа, растворяющая кутикулу нематоды и проникающая в ее тело. Часто после прободения кутикулы в теле нематоды образуется так называемая инфекционная луковица, из которой развиваются трофические гифы. Постепенно они заполняют все тело нематоды, и ее ткани теряют свою структуру. Процесс поглощения грибом содержимого тела нематоды продолжается немногим более суток. После этого остается только кутикула нематоды, заполненная трофическими гифами гриба. Крупные, сильные нематоды иногда разрывают ловчие сети и уходят из них, унося на кутикуле прилипшие обрывки гиф. Но и в этом случае нематоды быстро гибнут в результате развития из этих обрывков колец гиф, проникающих в их тело.

У некоторых хищных грибов образуются ловушки в виде колец, лишенных клейкого вещества и действующих механически. Обычно эти кольца состоят из трех изогнутых клеток и расположены на коротких веточках мицелия. В простейшем случае такие ловушки действуют пассивно. Нематода, случайно попав в такую ловушку, пытается пройти сквозь кольцо и застревает в нем. Ловушки этого типа образует *дактилярия белоснежная* (*Dactylaria candida*).

Наиболее интересный тип ловушек хищных грибов — сжимающиеся кольца (рис. 269). Внешне они похожи на кольца предыдущего типа, однако их внутренняя поверхность тактикоинсигнива, т. е. чувствительна к прикосновению к ней (кутикулы нематоды, иглы микроманипулятора). В ответ на раздражение клетки кольца в течение 0,1 с резко увеличиваются в объеме (примерно в 3 раза) и приобретают шаровидную форму, почти полностью закрывая просвет кольца. Вздутие клеток кольца при обычных условиях необратимо. Если нематода попадает в такую ловушку, она активно захватывается грибом. Проникновение гриба в тело нематоды и питание ее тканями происходят как и в случае с клейкими ловушками. Гибель нематоды в сжимающемся кольце может происходить в результате ее механического

сдавливания, так как диаметр ее тела в месте захвата грибом уменьшается вдвое. Сжимающиеся кольца образуются у представителей родов дактилярия, монакротриум и немногих грибов рода артротрис.

Механизм действия сжимающихся колец-ловушек до сих пор не изучен полностью. По сведениям Дж. Р. Л о у т о н, замыкание колец хищных грибов стимулируется ацетилхолином. На основании этого она предполагает, что механизм смыкания колец-ловушек сходен с механизмом сокращения мышечного волокна.

Хищные гифомицеты легко выделяются в чистую культуру и растут на питательных средах, но в отсутствие нематод они обычно не образуют аппаратов-ловушек. Если в культуру добавить нематод, то уже через 24 ч в ней образуются ловушки. Стимулировать их образование можно также, добавляя к культуре стерильную воду, в которой жили нематоды. Таким образом, присутствие жертвы или продуктов ее обмена индуцирует у хищника образование ловушек.

Иногда наблюдают неспецифическую индукцию развития ловушек экстрактами из тканей животных, сывороткой крови, ионами CO_3^{2-} и другими воздействиями. В культуре некоторых нематод были обнаружены вещества, стимулирующие образование ловушек у хищных гифомицетов и получившие название немин. Предполагают, что это низкомолекулярный пептид или аминокислота. Из тела аскарид был получен белок с неминовой активностью. У некоторых хищных гифомицетов, например у *артротриса дактилоидного* (*Arthrobotrys dactyloides*), развитие ловушек происходит в отсутствие нематод в условиях относительного недостатка пищи или воды. Возможно, в природе эти факторы наряду с морфогенетическими соединениями типа немина регулируют образование ловушек у хищных грибов.

Гибель пойманной нематоды или хотя бы прекращение ее движений часто происходит быстрее, чем мицелий гриба проникает в ее тело. Предполагают, что хищные грибы образуют токсины, содержащиеся в клейкой жидкости ловушек. Нематодотоксины уже обнаружены у многих видов хищных гифомицетов.

Несмотря на большую адаптацию к хищничеству, хищные грибы в течение длительного времени могут развиваться как сапротрофы в почве или на растительных остатках, питаясь различными органическими соединениями и усваивая, как и многие почвенные сапротрофы, минеральные соединения азота. Установлено даже, что лучшее развитие хищных грибов и более активное улавливание ими нематод происходят в присутствии в среде дополнительного энергетического субстрата (сахаров и других соединений). Как и обычные почвенные сапротрофы, эти грибы вполне конкурентоспособны. При внесении в почву они нор-

мально в ней развиваются и сохраняют способность улавливать нематод.

Хищные грибы широко распространены по всей территории земного шара. Они в изобилии встречаются в местах скопления сапрозойных нематод — в почве, на разлагающихся растительных остатках, гниющей древесине, экскрементах животных, на мхах и в водоемах. Их можно обнаружить в ризосфере и на корнях растений. Основное место обитания большинства из них — почва.

Хищные грибы можно рассматривать как экологическую группу почвенных сапротрофов, в процессе эволюции приобретших способность улавливать нематод и питаться дополнительно. Хищничество у грибов появилось, вероятно, в глубокой древности, причем возникло независимо в разных их группах. У гифомицетов этот способ питания должен быть достаточно древнего происхождения, на что указывает их широкое распространение во всех климатических зонах и наличие сложных ловчих приспособлений (Ф. Ф. С о п р у н о в).

Активное улавливание хищными грибами нематод, способность их существовать в почве, возможность выращивания их в культуре в больших количествах давно привлекали внимание исследователей к этим грибам, как к возможным средствам в биологической борьбе с нематодами. Однако часто в тепличных и мелкоделяночных опытах препараты хищных грибов давали обнадеживающие результаты, но при более широком применении их эффекта не было. Причиной этого была недостаточность знания экологии хищных грибов, что не позволяло предвидеть их поведение в почве и регулировать его в нужном направлении. Для разработки теоретических основ биологического метода борьбы с фитонематодами и другими патогенными нематодами необходимы фундаментальные исследования их экологии, изучение их роли и условий развития в естественных биоценозах.

Хищные грибы представляют большой интерес и как орудия биологической борьбы с нематодами, патогенными для животных. В ряде случаев были получены положительные результаты при использовании препаратов хищных грибов для обеззараживания почвы от личинок анкилостомы, патогенных для человека (Ф. Ф. С о п р у н о в, Ю. Я. Т е н д е т н и к), и для борьбы со стронгилятозом лошадей и овец (С. Ф. Ш а г а л и н).

ПОРЯДОК БЛАСТОМИЦЕТЫ (BLASTOMYCETALES)

Порядок бластомицетовых объединяет дрожжевые грибы, у которых половой процесс либо неизвестен, либо был обнаружен после того, как были описаны несовершенные стадии — анамор-

фы. Такие дрожжи обычно стабильно размножаются в природе в гаплоидном состоянии без включения полового процесса. Как и все другие таксоны несовершенных грибов, порядок бластомицетов очень гетерогенный: в него входят анаморфы разных родов как аскоспоровых, так и базидиомицетных дрожжей. У гомоталлических видов вызвать спорообразование можно подбором условий культивирования (например, у *Kloeckera*), для гетероталлических нужно найти типы спаривания, чтобы получить у них полный жизненный цикл. Разделение несовершенных дрожжей по родству с аско- или базидиомицетами стало возможным после разработки ряда дифференцирующих показателей. Так, базидиальные дрожжи образуют фермент уреазу, их колонии окрашиваются красителем диазотиевым синим в малиново-красный цвет, клеточные стенки имеют гомогенную ламеллярную структуру на срезе в электронном микроскопе, а почки развиваются энтеробластически, без участия клеточных покровов родитель-

ской клетки. Аскомицетные дрожжи не обладают этими признаками, их почки образуются голобластическим способом, а клеточные стенки имеют слоистую структуру.

Описано около 20 родов несовершенных дрожжей, среди которых приблизительно поровну аскомицетных и базидиомицетных, а один род — *Candida* — смешанный, т. е. он включает анаморфы тех и других. Порядок бластомицетов разделяют на два семейства на основании способности к образованию активно отбрасываемых конидий: дрожжи семейства *спороболомицетовых* (*Sporobolomycetaceae*) их образуют, а в семействе *криптококковых* (*Cryptococcaceae*) они не образуются.

СЕМЕЙСТВО СПОРОБОЛОМИЦЕТОВЫЕ (SPOROBOLOMYCETACEAE)

Это небольшое семейство объединяет специфическую экологическую группу дрожжей, обитающих на открытых частях растений — на листьях, стеблях и цветках. Их расселению в воздушной среде способствует особый способ рассеивания конидий за счет капельно-эксекреторного механизма. Конидии-баллистоспоры формируются на кончике стеригмы и при созревании с силой отстреливаются, унося на себе и капельку жидкости, которая выталкивается через стеригму. При посеве штрихом на чашку Петри эти дрожжи образуют на крышке зеркальное отражение штриха, а при прикреплении зеленого листа к крышке можно через некоторое время получить его изображение на среде, выполненное дрожжевыми колониями из проросших баллистоспор. В воздухе над зелеными массивами лугов и степей, а особенно над полями злаков, всегда можно обнаружить зародыши баллистоспоровых дрожжей. Большинство видов этого семейства имеют колонии с окраской от бледно-желтых и розовых до ярко-оранжевых и красных за счет каротиноидных пигментов, выполняющих защитную функцию на прямом солнечном свете. Все баллистоспоровые дрожжи не способны к брожению. Внутри семейства роды различаются по форме баллистоспор (рис. 270): у *спороболомицес* (*Sporobolomyces*) они почковидные, у рода *буллера* (*Bullera*) симметричные круглые или грушевидные, у *тиллеттиопсис* (*Tilletiopsis*) серповидные. Некоторые виды *спороболомицес* и все виды *тиллеттиопсис* образуют истинный мицелий наряду с почкующимися клетками. *Спороболомицес салмониколор* (*Sporobolomyces salmonicolor*) и *спороболомицес Шибатана* (*S. shibatanus*) имеют телеоморфы среди рода *споридиоболус* (*Sporidiobolus*). Один из видов рода *буллера* — *Bullera punicea* — облигатный психрофил и встречается на цветковых растениях в тундре и высоко в горах. Но большинство видов баллистоспоровых дрожжей распространены в

областях с теплым и влажным климатом. Осенью с листьев дрожжи переходят на семена, где и перезимовывают, вновь заражая растения при прорастании семян.

СЕМЕЙСТВО КРИПТОКОККОВЫЕ (CRYPTOCOCCACEAE)

Центральный род семейства — *криптококкус* (*Cryptococcus*) — включает около 20 видов базидиомицетных дрожжей. Для некоторых видов известны телеоморфы среди филобазидиальных грибов, для других предполагается родство с тремелловыми грибами.

Большинство видов криптококковых образуют слизистые бесцветные колонии, но есть среди них и пигментные — розовые, желтые, оранжевые. Клетки круглые или овальные, часто образуют клейкие капсулы, почкование многостороннее, в старых культурах есть покоящиеся клетки с толстой оболочкой. В состав внеклеточных полисахаридов криптококковых входит крахмал, поэтому культуры окрашиваются в синий цвет при реакции с иодом. Все виды криптококковых не бродят, многие способны расти на пентозах — углеводах, входящих в состав гемицеллюлоз растительных тканей. Поэтому их можно выращивать на продуктах гидролиза древесины, торфа и различных отходах сельскохозяйственного производства.

В природе криптококковые распространены чрезвычайно широко. Некоторые виды заходят в такие места, где нет никаких других дрожжей: в полярные районы, в высокогорья вплоть до вечных снегов, в жаркие песчаные пустыни. Например, психрофильный вид *криптококкус Вишняка* (*C. vishniacii*) до сих пор находили только в Антарктиде, а *криптококкус желтеющий* (*C. gilvescens*) — в Арктике. Особенно много криптококковых в почве и на растениях. Обитают они и в сфере человека. Наиболее известен *C. neoformans* — патогенный вид, вызывающий болезнь мозга у человека, — *криптококк*. Во внешней среде он живет сапротрофно, обитая главным образом в гнездах и на помете голубей, в поселениях летучих мышей. Телеоморфы этого вида классифицируются в роде *Filobasidielle*.

Вид *C. laurentii*, слабо образующий каротиноидные пигменты, от которых колонии в старых культурах приобретают розоватый или желтоватый оттенок (табл. 8), чаще всего обнаруживается среди эпифитных микроорганизмов на разных растениях, как древесных, так и травянистых. Такие виды криптококковых, как *криптококкус белый* (*C. albidus*), *криптококкус почвенный* (*C. terreus*) и *криптококкус терриколюс* (*C. terricolus*), постоянно обитают в почвах. Последний вид рассматривается как перспективный продуцент липидов.

Широко распространены в природе красные

дрожжи рода *родоторула* (*Rhodotorula*). Их находят на поверхности листьев растений, в слизистечниках деревьев, в воздухе, почве, в пресных и морских водоемах. Наиболее характерным их природным местообитанием является, по-видимому, листовая поверхность многих растений, где численность этих дрожжей в летний период достигает многих сотен тысяч клеток на 1 г субстрата.

Имеются единичные указания на случаи заболевания растений под действием этих дрожжей. Однако чаще всего красные дрожжи ведут сапротрофный образ жизни, развиваясь как безвредные эпифиты на поверхности листьев.

Телеоморфы некоторых видов рода *родоторула* описаны среди телиоспоровых грибов, по циклу развития сходных с головневыми. Вид *родоторула клейкая* (*R. glutinis*) имеет сходный спектр утилизируемых источников углерода с тремя видами совершенных грибов рода *родоспорициум* (*Rhodosporidium*), но типовой штамм не скрещивается с ними.

Особняком среди пигментных несовершенных дрожжей базидиомицетного аффинитета стоит род *фаффия* (*Phaffia*). Единственный известный вид этого рода — *фаффия родозима* (*Ph. rhodozyma*), в отличие от других пигментных дрожжей, сбраживает углеводы. Ярко-оранжевая окраска колоний обусловлена наличием в клетках пигмента астаксантина, который встречается в животном мире (у лососевых рыб), но неизвестен среди грибов. Биомассу этих дрожжей используют в качестве подкормки при искусственном разведении лососей. В природе *фаффия родозима* встречается почти исключительно в весенней пашке березы. Дрожжи относятся к психротрофам и не растут при температуре выше 23 °C.

Два рода несовершенных дрожжей базидиомицетной группы — *фелломицес* (*Fellomyces*) и *стеригматомицес* (*Sterigmatomyces*) — имеют очень характерный способ почкования: их почки-конидии образуются на длинных стебельках-стеригмах и отделяются либо у кончика стеригмы (*Fellomyces*), либо по перегородке в середине отростка. Иногда клетки образуют сразу несколько почек, которые, в свою очередь, тоже почкуются, не отделяясь от родительской клетки. Некоторые виды образуют истинный мицелий. По типу почкования совершенные стадии этих дрожжей нередко можно найти среди телиоспоровых грибов рода *стеригматоспорициум* (*Sterigmatosporidium*).

Все виды родов *клёкера* (*Kloeckera*) и *бреттаномицес* (*Brettanomyces*) имеют совершенных аналогов среди аскоспоровых дрожжей: *гансениаспора* (*Hanseniaspora*) и *деккера* (*Dekkera*) соответственно. Это бродящие дрожжи, распространенные в северных районах виноделия и пивоварения. Брожение у бреттаномицесов стимулируется молекулярным кислородом (эффект Кастерса). Дрожжи при культивировании в искусственных условиях

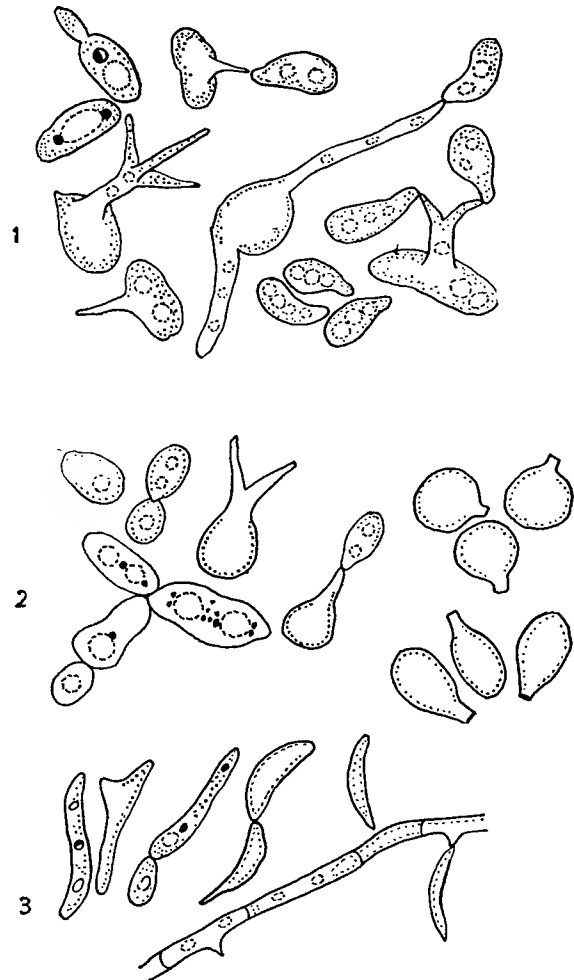


Рис. 270. Баллистоспоровые дрожжи:
1 — *Sporobolomyces*; 2 — *Bullera*; 3 — *Tilletiopsis*.

быстро погибают, отравляя себя образующейся при брожении уксусной кислотой.

У дрожжей *шизобластоспорион Старки* — *Генрици* (*Schizoblastosporion starkeyi* — *henricii*) клетки размножаются биполярным почкованием на широком основании. Не бродят. В природе распространены в болотных почвах и плохо переносят высушивание и нагревание. При температуре выше 30 °C не растут. Телеоморфы неизвестны, хотя по сумме признаков могут быть отнесены к аскомицетам.

Род *кандида* (*Candida*) — самый многочисленный и самый гетерогенный из всех дрожжей. В нем насчитывается более 200 видов из 500 известных. Клетки размножаются многосторонним почкованием, образуют псевдомицелий и истинный мицелий, который, в отличие от рода *трихоспорон* (*Trichosporon*), не распадается на артроспоры. Некоторые виды формируют хламидоспоры, прорастающие мицелием или почками. Для очень многих видов рода *кандида* известны телеоморфы как среди аскоспоровых, так и среди базидиомицетных дрожжей. Гетерогенность рода проявляется и в экологии составляющих его видов. Среди них есть облигатные психрофилы, живущие в Антарктиде (*C. gelida*, *C. frigida*, *C. nivialis*); термофилы, населяющие кишечный тракт теплокровных животных, например *C. slooffii*; типичные сапротрофы и опасные патогены, как *C. albicans*; виды, потребляющие углеводороды, метиловый спирт, фенолы, танины. Благодаря способности дрожжей рода *кандида* наращивать биомассу, богатую белком и витаминами, на разных субстратах, которыми служат отходы многих производств, сточные воды, продукты переработки нефти, эти дрожжи находят широкое применение в промышленности. С помощью дрожжей *C. utilis* получают БВК (белково-витаминный концентрат) из гидролизатов древесины; кормовые препараты паприн и меприн представляют собой биомассу дрожжей *C. maltosa* и *C. boidinii*, выращенных соответственно на парафиновых углеводородах или метаноле.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ЦЕЛОМИЦЕТЫ

Несовершенные грибы, относящиеся по системе Саккардо к порядкам меланкониевых и сферопсидных, в других системах классификации объединяют в группу целомицетов, противопоставляя ее гифомицетам. Термин «целомицеты» означает, что конидиальное спороношение у этих грибов формируется внутри полости, образованной гифами гриба или тканями растения-хозяина, либо комбинацией этих структур. Такие специализированные псевдопаренхиматические структуры бывают нескольких типов: ложка (ацервулы), пикниды (с. 366), пикнидоподобные образования и строма. Между этими типами конидиом в приро-

де часто встречаются переходные формы. Значительно чаще такие переходные формы можно наблюдать при выращивании целомицетов на искусственных питательных средах. Например, если ложка имеет сильно вогнутую форму, то его бывает трудно отличить от пикниды. В случаях, когда наблюдается выход конидиеносцев наружу и образование ими конидий, то спороношение мало отличается от типичного спороношения гифомицетов. Отсюда видно, что принятая классификация дейтеромицетов весьма условна. Установление искусственных границ в этом континууме иногда приводит к серьезным проблемам в практическом использовании системы.

В связи с этим в последние десятилетия уделялось значительное внимание изучению конидиогенеза у несовершенных грибов, т. е. способа образования конидий и особенностей строения конидиогенных клеток. Эти онтогенетические признаки менее подвержены вариабельности в естественных и искусственных условиях, более стабильны генетически и могут служить надежной основой для таксономической классификации.

По сравнению с гифомицетами конидиогенез целомицетов изучен недостаточно. Однако уже накопленный материал позволил Саттону (1980) предложить альтернативную таксономическую систему для целомицетов, построенную на признаках конидиогенеза. Эта система позволяет установить более четкие взаимоотношения между различными таксонами, хотя для целей определения она не является легкой.

К настоящему времени известно 8000 видов целомицетов. Обнаруженные у них телеоморфы относятся в основном к классу сумчатых грибов.

Целомицеты встречаются главным образом в умеренных и тропических широтах. Немногие виды найдены в Арктике и Антарктиде. Живут в качестве сапротрофов и паразитов на растительных и животных остатках, живых растениях, грибах, лишайниках, насекомых и позвоночных животных. Встречаются в различных типах почв, пресноводных и морских водоемах.

Конидии многих целомицетов погружены в слизь. При наличии слизи распространение конидий происходит при помощи воды, животных, в частности насекомых, особенно тех, которые питаются этой слизью. Многие виды целомицетов вызывают серьезные поражения культурных и дикорастущих растений, как травянистых, так и древесных. Поражаются различные органы растений, на которых образуются пятна, язвы, гнили, наросты и галлы. Целомицеты могут снижать жизнеспособность семян и передавать болезнь с семенами. Некоторые виды способны существовать в листьях и плодах в качестве латентной инфекции в течение длительного времени.

Группу целомицетов традиционно делят на два порядка: *меланкониевые* (*Melanconiales*) и *сферопсидные* (*Sphaeropsidales*).

ПОРЯДОК МЕЛАНКОНИЕВЫЕ (MELANCONIALES)

У грибов, относящихся к этому порядку, конидиеносцы не одиночные, а собраны вместе на плоском, выпуклом или несколько вогнутом основании, и это образование имеет вид бугорка, подушечки или диска, заметного невооруженным глазом или с помощью лупы. Такое спороношение называют л о ж е м (рис. 271).

Основание ложка состоит из плотного сплетения гиф субстратного мицелия, на котором конидиеносцы образуют плотный палисадный слой. Обычно ложка погружена в субстрат и сверху прикрыта кутикулой, эпидермисом или перидермой растения-хозяина. После созревания конидий прикрытие прорывается и конидии, часто в слизи, выступают наружу. Тогда на поверхности ложка видны слизистые капли розового, кремового, оранжевого или черного цвета, в зависимости от окраски спор.

Мицелий у меланкониевых всегда погружен в субстрат или ткани растения-хозяина.

В настоящее время объем порядка и количество составляющих его родов несколько изменились. Это связано с ревизией многих родов, проведенной в последние годы, обнаружением сумчатых стадий у отдельных видов и изменением состава некоторых таксонов в связи с изучением конидиогенеза. Сейчас известно около 1000 видов меланкониевых грибов.

Многие роды представлены исключительно сапротрофными видами. Есть роды, состоящие из сапротрофных и паразитных форм. Относительно небольшое количество родов представлено исключительно паразитными видами, многие из которых являются опасными возбудителями болезней сельскохозяйственных растений.

Паразитные меланкониевые грибы вызывают у растений чаще всего заболевание, называемое а н т р а к н о з о м. Во всех случаях поражаются надземные органы растений, на которых образуются разного рода пятна. Этот тип поражения приводит чаще всего к потере листьев, порче плодов и ослаблению растений. При антракнозе не только развивается пятнистость листьев, но и образуются глубокие раны на плодах, семенах, ветвях и стеблях, приводящие к нарушению передвижения питательных веществ по растению, к перелому ветвей и стеблей. Места поражений обычно изъязвляются и на поверхности язв образуются обильные спороношения возбудителя (рис. 272).

В борьбе с пятнистостью и антракнозом применяют многократные опрыскивания больных растений различными фунгицидами и агротехнические приемы, направленные на повышение устойчивости растений и снижение инфекции. Особенно важно уничтожение растительных остатков больных растений, так как меланкониевые грибы сох-

раняются главным образом на растительных остатках в виде мицелия, склероциев и иногда сумчатых спороношений.

Сумчатые стадии найдены в цикле развития у немногих меланкониевых (в основном это представители пиреномицетов и дискомицетов).

Одним из широко распространенных и практически важных родов этого порядка является род *коллетотрих* (*Colletotrichum*). Он характеризуется одноклеточными бесцветными конидиями эллиптической, цилиндрической или серповидной формы (рис. 273). По происхождению это энтеробластические фиалоспоры (с. 367). В массе конидии обычно розоватые или оранжево-желтые, выходят наружу склеенные слизью.

У многих коллетотрихов в ложках образуются темно-коричневые длинные волоски или щетинки. Исследования показали, что наличие или отсутствие щетинок зависит от внешних факторов, таких,

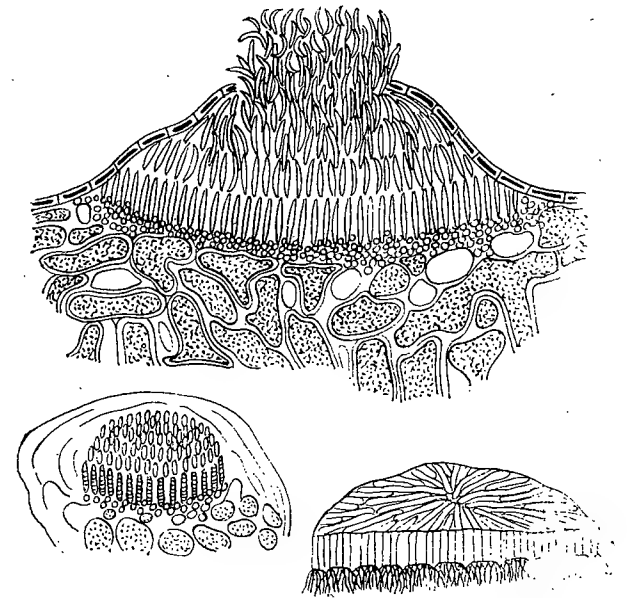


Рис. 271. Строение ложка меланкониевых грибов.

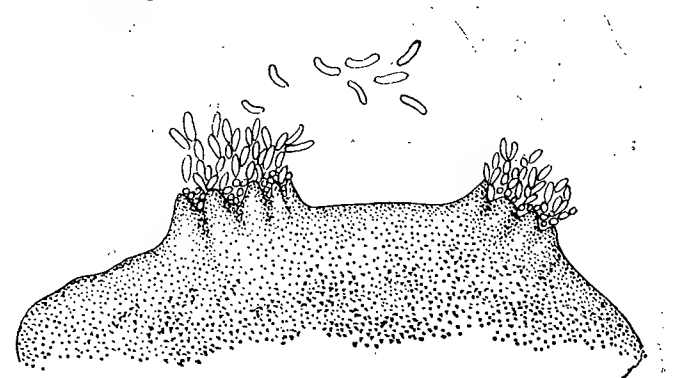


Рис. 272. Антракноз на семенах.

как относительная влажность воздуха или состав питательной среды.

Некоторые виды коллетотрихов наносят значительный экономический ущерб ряду важных сельскохозяйственных культур. *Коллетотрих Линдемута* (*C. lindemuthianum*) вызывает антракноз фасоли. Кроме фасоли он поражает горох, кормовые бобы, маис, сою, люпин. Болезнь распространена во всех районах возделывания фасоли и приводит иногда к потере половины урожая. На бобах, листьях, стеблях и черешках появляются бурные растрескивающиеся пятна с красноватой каймой (табл. 47). Если стоит влажная погода, пятна в виде язв заживают. В сухую погоду пятна растрескиваются. На поверхности язв появляется розоватая или серо-бурая слизистая масса конидий, распространяющаяся каплями дождя и насекомыми. При влажной погоде споры гриба быстро прорастают. Ростковая трубка споры образует специальную клетку — а п п р е с с о р и й, плотно прикрепляющуюся с помощью своей студневидной оболочки к кутикуле растения. От апрессория отходит инфекционная гифа, которая внедряется в клетки растения. При благоприятных условиях от момента заражения до появления нового спорония гриба проходит 4—7 дней. Если условия не очень благоприятны, то этот период затягивается. При сильном развитии болезни мицелий не только пронизывает створку бобов, но и проникает в семена. Пораженные семена теряют всхожесть или дают больные про-

ростки, которые служат основным источником инфекции.

Другим источником инфекции являются растительные остатки. Разные сорта фасоли поражаются антракнозом в разной степени. Это связано с тем, что популяция гриба неоднородна и состоит из нескольких биологических рас, приспособленных к разным сортам.

Коллетотрих бутылочной тыквы (*C. lagenarium*) вызывает антракноз тыквенных. Арбузы и дыни наиболее восприимчивы к болезни, огурцы и тыквы — в меньшей степени (табл. 47).

В нашей стране болезнь особенно вредоносна в районах поливного бахчеводства. Возбудитель широко распространен в Европе, Северной Америке, Азии и Африке (карта 9).

Инкубационный период болезни равен 3—4 дням при температуре 22—27 °C и влажности 90%. Гриб наиболее чувствителен к влажности: уже при 50% влажности заражения растений не происходит.

Поражаются плоды, плети, листья, черешки тыквы. Вначале на растении появляются желто-коричневые пятна, позднее вдавливающиеся язвы. На поверхности язв развивается медно-розоватый налет спор гриба (отсюда название болезни — медянка). Пораженные органы быстро отмирают. Плоды могут заболеть и при транспортировке. При появлении на них пятен вкус плодов становится горьким.

Возбудитель зимует на растительных остатках в виде склероциев и псевдопикнид. Семена с больных растений также инфицированы.

Интересно, что гриб способен поражать и заразить египетскую. В Астраханской области, где заразила паразитирует на арбузах, возбудитель антракноза поражает как растение-хозяина, так и его паразита.

В тропических и субтропических районах мира встречается *коллетотрих клейкоспориоидный* (*C. gloeosporioides*). Он вызывает антракноз цитрусовых, бананов, кофе и других растений. Мицелий быстро убивает клетки ткани, в которой затем образуются ложа гриба. Антракнозом легче поражаются цитрусовые, ослабленные внешними неблагоприятными факторами. При этой болезни наблюдается как усыхание ветвей, так и поражение листьев. На листьях появляются бурные пятна отмершей ткани с черными точками, расположенными концентрическими кругами. На пораженных ветвях буреет верхушка и осыпаются листья. Плоды поражаются на дереве, но гниль может развиваться и в период хранения. Места поражения сначала чернеют, потом размягчаются. Из года в год инфекция сохраняется в больных деревьях и опавших листьях. У возбудителя известна сумчатая стадия (*Glomerella singulata*), которая не играет роли в сохранении инфекции, но представляет теоретический интерес. В пос-

леднее время усиленно изучают половой цикл и генетику сумчатой стадии гриба.

На корнях томатов, баклажан и других пасленовых встречается *коллетотрих коккодес* (*C. coccodes*), вызывающий корневую гниль. Гриб образует склероции, способствующие его перезимовке.

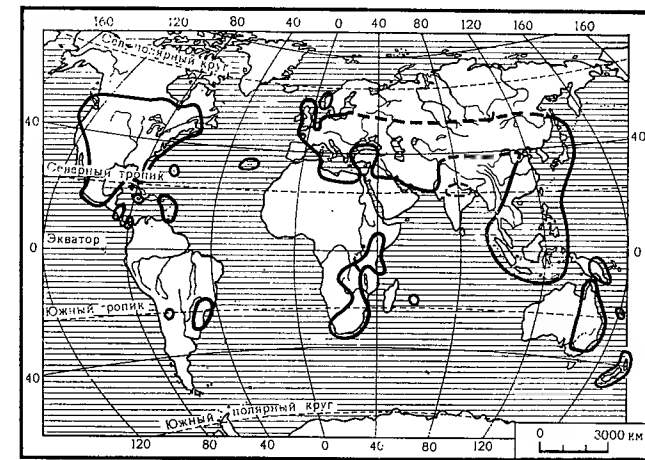
По строению спор и конидиом к роду коллетотрих близко стоят два небольших рода — *сфациелома* (*Sphaceloma*) и *глеоспориоидиелла* (*Gloeosporidiella*), которые различаются сумчатыми стадиями.

Сфациелома виноградная (*Sphaceloma ampelinum*) вызывает пятнистый антракноз виноградной лозы. Гриб поражает все надземные части растения, на которых появляются характерные бурные пятна с темным ободком. Пораженные ягоды засыхают и преждевременно опадают.

Болезнь особенно быстро развивается весной и в дождливую погоду: за сезон гриб дает до 30 поколений спор. В зимний период инфекция сохраняется в виде мицелия в побегах. Кроме того, возбудитель может образовывать на растительных остатках склероции и пикниды, которые весной чаще всего служат источниками первичной инфекции. Кусты винограда, сильно пораженные этой болезнью, через несколько лет погибают. Сумчатая стадия гриба (*Elsinoë ampelina*) в нашей стране не найдена.

Глеоспориоидиелла смородиновая (*Gloeosporidiella ribis*) вызывает антракноз смородины и крыжовника. Гриб имеет три специализированные формы. Две из них поражают в разной степени красную, черную и золотистую смородину, а третья форма паразитирует преимущественно на крыжовнике. Эти три биологические формы гриба отличаются некоторыми морфологическими признаками и отношением к температуре. Сорта смородины и крыжовника, происходящие от азиатских и американских сортов, более устойчивы к болезни, чем европейские. Растения наиболее восприимчивы к заболеванию в фазу цветения и до конца вегетации. Теплая влажная погода благоприятствует развитию болезни. Поражаются главным образом листья, на которых возникают желтовато-бурые пятна, иногда охватывающие весь лист. Такие листья опадают, и продуктивность кустов снижается. Иногда поражаются побеги, ягоды и черешки. Гриб зимует на опавших листьях. Весной на них образуются апотеции *Drepanopeziza ribis*. Аскоспоры созревают уже в мае и служат источником первичного заражения ягодников. На опавших листьях могут развиваться и конидиальные споронии, которые также заражают молодые листья.

Род *меланконий* (*Melanconium*) объединяет формы с одноклеточными темноокрашенными конидиями холобластического типа (рис. 273). В местах спорония гриба конидии обра-



Карта 9. Распространение антракноза.

зуют обильный черный налет на поверхности субстрата (название «меланконий» означает «черная пыль»).

Грибы этого рода преимущественно сапротрофы, поселяющиеся на плодах, ветвях и листьях растений, где они образуют различные пятна. Паразитическими свойствами обладает *меланконий сажистый* (*M. fuligineum*) — возбудитель горькой гнили винограда. Он встречается во многих странах. Поселяясь на ягодах, гриб вызывает их постепенное засыхание. Горький вкус ягод передается вину. Один из грибов рода меланконий в Северной Америке паразитирует на ветвях серого ореха. Гриб поражает только молодые ветви. Кора их из зеленой становится красновато-бурой, листья желтеют, и начинается медленное отмирание ветвей от вершины к основанию. К этому заболеванию восприимчивы многие виды ореха (грецкий, черный и др.).

Род *марсонина* (*Marssonina*) характеризуется двухклетными бесцветными конидиями (рис. 273). Верхняя клетка конидий клювовидно изогнута или просто крупнее нижней. По происхождению это энтеробластические фиалоспоры.

Многие грибы рода марсонина паразитируют на листьях ив и тополей. Особенно широко распространена *марсонина тополевая* (*M. populi*). В нашей стране она встречается повсюду.

Марсонина розы (*M. rosae*) вызывает серьезное заболевание роз — черную пятнистость. При этой болезни происходит засыхание листьев и преждевременное их осыпание. Конидиальное спороние развивается на листьях в виде черных коростинок, концентрически расположенных. Сумчатая стадия (*Diplocarpon rosae*) образуется на опавших листьях.

Бурую пятнистость листьев земляники вызывает *марсонина земляничная* (*M. fragariae*). Гриб приурочен в основном к старым листьям,

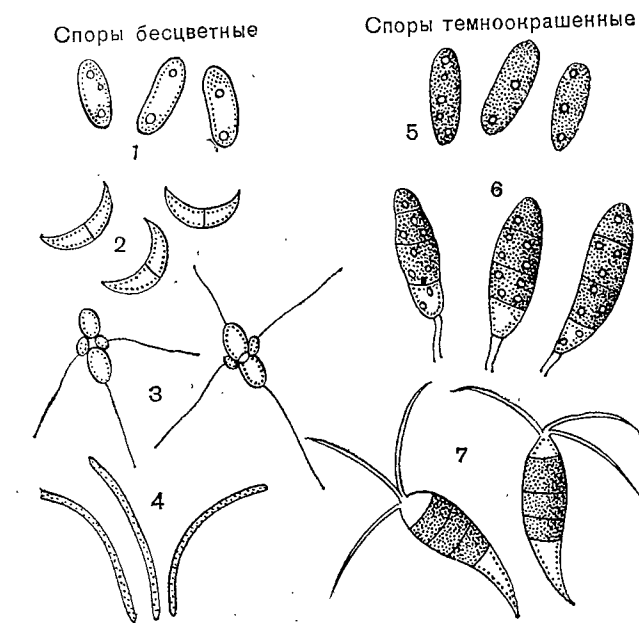


Рис. 273. Споры меланкониевых грибов:

1 — коллетотрих (*Colletotrichum lindemuthianum*); 2 — марсонина (*Marssonina* sp.); 3 — энтомоспорий (*Entomosporium maculatum*); 4 — цилиндроспорий (*Cylindrosporium* sp.); 5 — меланконий (*Melanconium fuligineum*); 6 — кориней (*Coryneum* sp.); 7 — песталоция (*Pestalotia theae*).

Вредоносность бурой пятнистости очень сильна в загущенных и заросших сорняками посадках, так как возбудитель особенно чувствителен к влажности. Конидиальное спороношение развивается на листьях в виде мелких черных, как бы лакированных подушечек. Сумчатая стадия (*Diplocarpon earlianum*) большой роли в жизненном цикле гриба не играет. Зимуют мицелий или конидии на отмерших или живых листьях земляники. Так как болезнь особенно интенсивно развивается во вторую половину лета, то она обычно влияет на урожай будущего года.

В местах естественного произрастания и культивирования грецкого ореха встречается другой паразитный вид — *марсонина ореховая* (*M. juglandis*), вызывающая антракноз грецкого ореха и близкородственных видов. Гриб поражает листья, черешки и плоды (околоплодники) ореха. На листьях пятна бурые или серо-бурые, резко отграниченные или расплывчатые. Споронии гриба развиваются преимущественно на нижней стороне листа. Это заболевание очень ослабляет деревья, и к середине лета (например, в условиях Средней Азии) пораженные деревья могут терять до 50% листьев.

На перезимовавших листьях иногда образуется сумчатая стадия гриба (*Gnomonia leptostyla*) — глубоко сидящие в тканях листа перитеции с аскоспорами. Аскоспоры созревают весной и вызывают заражение молодых листьев.

Род *кориней* (*Goryneum*) — многоклеточные темноокрашенные конидии холобластического типа (рис. 273). У большинства видов конидии имеют булабовидную форму с несколькими поперечными перегородками (отсюда перевод названия «коринеум» — булава). Грибы этого рода преимущественно сапротрофы, поселяющиеся на отмирающих листьях и ветвях древесных пород: клена, дуба, рябины, можжевельника, мушмулы, шиповника и др. Паразитных видов мало, и их паразитические свойства выражены слабо. Они проникают в дерево только через ранки в коре. Часто поселяются на коре совместно с другими грибами. Для некоторых видов рода указана сумчатая стадия из рода *Pseudovalsa*.

Род *песталоция* (*Pestalotia*) назван в честь итальянского ботаника П е с т а л о ц и.

Споры песталоций весьма характерны (рис. 273). Передняя клетка многоклеточной веретеновидной споры несет длинные нитевидные бесцветные щетинки или реснички. Средние клетки окрашены в бурый цвет, верхняя и нижняя бесцветны. Интересно, что прорастает обычно только нижняя клетка споры. Спора образуется холобластическим путем.

Представители рода встречаются на листьях и ветвях многих деревьев и кустарников: липы, дуба, клена, вяза, пальмы, рябины, акации,

яблони, груши, вишни и др. Они ведут сапротрофный или паразитный образ жизни. Паразитические свойства у них выражены в большинстве случаев слабо. Чаще всего эти грибы развиваются в тканях уже ослабленных растений или пораженных другими организмами растительного или животного происхождения.

Во всех чаеводческих районах мира встречается *песталоция чайная* (*P. theae*). Она является возбудителем серой пятнистости листьев чая. Гриб проникает в растение главным образом через поранения, вызываемые насекомыми. В первую очередь поражаются старые листья, на которых появляются серые пятна, охватывающие значительную часть листовой пластинки. На местах поражения развивается спороношение гриба в виде черных бородавочек. Болезнь обычно носит хронический характер, и паразит постоянно присутствует на листьях. При благоприятных для развития болезни погодных условиях возбудитель распространяется на молодые листья, побеги и стволы, причиняя значительный ущерб урожаю и ослабляя чайный куст.

Род *энтомоспорий* (*Entomosporium*) представлен грибами, у которых конидии бесцветные, многоклеточные, оригинальной формы (рис. 273): четыре клетки соединены крестообразно и каждая несет тонкую нитевидную щетинку. Передняя и задняя клетки споры крупнее двух боковых. Внешне такая спора напоминает насекомое, отсюда и произошло название рода — энтомоспорий, что в переводе с греческого означает «насекомоспоровик». По происхождению это энтеробластические фиалоспоры. Каждая клетка фиалоспоры одинаково способна к прорастанию.

Формирование конидий происходит в плоских или глубоко погруженных вогнутых ложах. В последнем случае ложе напоминает пикниду. На этом основании некоторые авторы помещают род энтомоспорий в порядок сферопсидных (*Sphaeropsidales*). Однако этот признак нельзя считать постоянным. У многих видов форма ложа зависит от времени года. Летние споровместилища обычно поверхностные, плоские. После перезимовки ложа расположены глубже в тканях растения и имеют вогнутую форму, напоминающую пикниды.

Энтомоспорий паразитирует на растениях из семейства розоцветных и вызывает пятнистость листьев и плодов, иногда поражает молодые ветви.

Энтомоспорий мушмулы (*E. mespili*) встречается в Европе и поражает грушу, айву, яблоню, мушмулу, иргу, рябину. В СССР он весьма распространен на грушах в центральных и южных областях европейской части страны и в Средней Азии. Болезнь называется «буроватая пятнистость» груш. Особенно она вредоносна в питомниках,

так как сеянцы и саженцы, теряя листья, сильно отстают в росте.

На листьях появляются бурые пятна, постепенно расширяющиеся. Споронии гриба в виде черных подушечек или коростинки располагаются по 1—2 на каждом пятне. Они образуются на листьях, плодах, почечных чешуйках, молодых ветвях.

Зимует паразит обычно в конидиальной стадии в зимнем ложе, может зимовать и в виде мицелия в молодых побегах. Редко, особенно после суровых зим, образуется сумчатая стадия гриба (*Diplocarpon mespili*) — мелкие, черно-бурые, приплюснуто-шаровидные апотеции. Созревание сумок происходит в апреле — мае.

Болезнь на листьях появляется в мае — начале июня, особенно прогрессирует в июле — августе. Конидии прорастают при 95% влажности, инкубационный период болезни длится 4—5 дней. При той же температуре (13—25 °C), но при пониженной влажности инкубационный период затягивается до 14—16 дней.

У гриба есть три специализированные формы, приспособившиеся к паразитированию на разных растениях. Одна форма поражает преимущественно грушу, айву и яблоню, вторая — только мушмулу, третья — иргу.

В питомниках и садах растения несколько раз в сезон опрыскивают фунгицидами, вводят устойчивые сорта, используют устойчивые подвои для груши, проводят другие мероприятия. Осенью пораженные листья запахивают в землю, тогда весной на них не образуется ни конидиальных, ни сумчатых спороношений гриба.

У видов рода *цилиндроспорий* (*Cylindrosporium*) конидии бесцветные, цилиндрические, нитевидные или палочковидные, прямые или согнутые, одноклеточные (рис. 273). По происхождению это энтеробластические фиалоспоры; на поверхность споровместилищ всегда выступают слизистыми массами. Ложа у цилиндроспория беловатые, мелкие, различимые часто только под лупой. Сумчатая стадия относится к роду *Rugopeziza*.

Этот род подвергся серьезной ревизии и почти все его виды, приведенные в системе Саккардо, перенесены в другие роды меланкониевых грибов.

В настоящее время род представлен единственным видом — *цилиндроспорием концентрическим* (*Cylindrosporium concentricum*). Вид поражает капусту и другие крестоцветные. Мицелий паразита проникает в ткань листа, но не сразу убивает клетки растения. Позднее на листьях появляются светлые некротические пятна.

Несколько важных паразитных видов переведено из рода цилиндроспорий в роды *флеоспора* (*Phloeospora*) и *флеоспорелла* (*Phloeosporella*), характеризующиеся бесцветными цилиндрически-

ми многоспоровыми конидиями холобластического типа.

Флеоспора пятнистая (*Phloeospora maculans*) поражает листья шелковицы и распространена в Средней Азии. Пораженные грибом листья непригодны в корм гусеницам тутового шелкопряда.

Флеоспора вязовая (*Ph. ulmi*) наносит значительный ущерб вязам и ильмам, вызывая массовое опадение листьев.

Флеоспора яблочная (*Ph. mori*) паразитирует на листьях разных видов яблонь. У некоторых видов этого рода сумчатая стадия относится к роду *микосферелла* (*Mycosphaerella*).

Флеоспора вишневая (*Ph. padi*) вызывает опасное заболевание косточковых пород: вишни, черешни, алычи. Гриб имеет сумчатое спороношение в виде апотеция (*Blumeriella*).

ПОРЯДОК СФЕРОПСИДНЫЕ (SPHAEROPSIDALES)

В порядке сферопсидных (пикнидиальных) грибов в настоящее время насчитывают 750 родов, объединяющих около 6000 видов. У многих представителей этого порядка споровместилища — пикниды — в виде мелких, едва заметных невооруженным глазом шариков (отсюда название порядка — сферопсидные, что означает шаровидные).

Наличие пикнид, в которых развиваются конидии, или, как их часто называют, стилоспоры, является основным признаком, объединяющим грибы этого порядка.

Морфологически пикниды сходны с перитециями, а иногда с апотециями аскомицетов. В пикнидах содержатся конидии, а в перитециях и апотециях — сумки с аскоспорами.

Форма пикнид разнообразна, от шаровидной до грушевидной (рис. 274). Иногда пикниды могут быть приплюснутые, блюдцевидные или питчковидные, но всегда обладают хорошо выраженными собственными стенками. Они бывают с отверстием (порусом), с сосочком или с длинным хоботком. Иногда пикниды открываются щелевидной порой.

Споровместилища этих грибов либо развиваются на поверхности субстрата, либо более или менее погружены в него. Пикниды могут располагаться тесными группами и, срастаясь, образовывать сложные многокамерные споровместилища. Пикниды формируются на воздушном мицелии, в сплетении грибных гиф — в стромах или на стромах, с которыми они срастаются своим основанием. Окраска пикнид от светлой до темной, почти черная. Они могут быть мягкими и твердыми.

По мере развития внутри пикниды, в центре, формируется полость (камера). В споровместилищах сферопсидных грибов может быть одна или

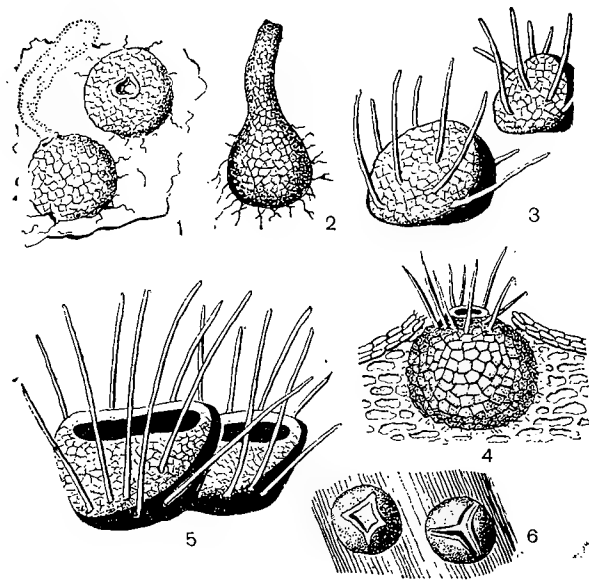


Рис. 274. Пикниды родов: 1 — фома (Phoma); 2 — пленодом (Plenodomus); 3 — хетомелла (Chaetomella); 4 — войновиция (Wojnowicia); 5 — динемаспорий (Dinemasporium); 6 — дисцелла (Discella).

несколько полостей, располагающихся в виде замкнутых камер в строении или в тканях субстрата, обычно с выводковым отверстием на вершине.

У большинства сферопсидных грибов из слоя клеток, выстилающего внутренние стенки полости пикниды, развиваются конидиеносцы, от которых

отделяются конидии. У некоторых видов конидии образуются непосредственно на клетках этого слоя. Конидиеносцы короткие, одноклеточные либо многоклеточные, простые или разветвленные. Иногда пикниды имеют склероциальное строение и в каждой клетке возникает от одной до трех конидий.

В зрелой пикниде конидии лежат свободно, погруженные в слизь. Форма, размеры, окраска конидий разнообразны и специфичны для представителей каждого рода. Конидии могут быть бесцветными (гиалиновыми) или окрашенными, состоят из одной, двух или многих клеток. У некоторых конидий имеются придатки или реснички (рис. 275).

Таксономическими критериями для разграничения сферопсидных грибов на семейства являются внешний вид, цвет, консистенция и прочие особенности пикнид, а на роды — анатомо-морфологическое строение пикнид и конидий. Сферопсидные грибы распределены в четыре семейства: шаровидные (Sphaerioidaceae), нектриевидные (Nectrioidaceae), тонкостромовые (Leptostromaceae), эксципулевые (Exciplulaceae).

Среди сферопсидных грибов можно встретить, во-первых, конидиальные стадии сумчатых грибов, генетические связи которых достоверно установлены; во-вторых, такие виды, у которых еще не доказано существование соответствующей совершенной стадии.

Часто в пределах одного и того же рода сферопсидных грибов есть виды, в цикле развития которых имеются разные сумчатые грибы. На-

пример, грибы рода *Septoria* генетически связаны с представителями нескольких родов сумчатых грибов.

С другой стороны, имеются роды, у которых родственные отношения ограничиваются обособленной группой сумчатых грибов.

Сферопсидные грибы многочисленны и встречаются во всех уголках нашей планеты (может быть, кроме снежных просторов Крайнего Севера и Антарктиды). Палеонтологи обнаружили остатки пикнидиальных грибов в различных органах лепидодендронов и других вымерших деревьев.

На сохранившихся листьях вымерших растений находят следы пятнистостей, схожих с вызываемыми грибами родов филлостикта и септория. Ископаемые виды сферопсидных грибов найдены в третичных известняках, на видах ископаемых растений из каменноугольных и пермских отложений в странах Центральной Европы.

В Армении (близ г. Октемберяна) при изучении ископаемых грибов в третичных глинах были обнаружены конидии *Ascochyites*, *Selephomites*, *Microdiplodites*.

В соответствии с номенклатурой, принятой для ископаемых грибов, к окончанию названия ныне существующего рода добавляют лексический элемент «ites».

Интересно, что некоторые ископаемые грибы морфологически идентичны с ныне живущими формами из семейства *Mycrothyriaceae*, среди которых имеются представители, генетически связанные со сферопсидными грибами. Эти факты наталкивают на предположение, что родственные связи между сферопсидными и сумчатыми грибами могли существовать еще в те далекие геологические эпохи.

Сферопсидные грибы живут как сапротрофы либо как паразиты. Многие из них вызывают болезни растений. Одни образуют пятна на листьях, другие — на стволах, ветвях, вызывают некрозы, в некоторых случаях приводящие к усыханию пораженных органов. Иногда, под влиянием этих грибов, развиваются «ведьмины метлы» (неправильное ветвление больных ветвей) и махровость цветов. Такое заболевание вызывает *ганалосфера деформирующая* (*Naualosphaeria deformans*) — паразит *Rubus dumetorum*. Корневую гниль злаков вызывает *войновиция злаковая* (*Wojnowicia graminis*).

Грибы рода *дарлюка* (*Darluka*) паразитируют в пустулах ржавчинных грибов, а рода *цицинноболус* (*Gicinnobolus*) — на мучнисторосяных и пероноспоровых (с. 42).

На лишайниках паразитируют грибы родов *лихенофома* (*Lichenophoma*) и *лихеностикта* (*Lichenosticta*); на водорослях — *септория* (*Septoria*).

Некоторые грибы таких родов, как *хетомелла* (*Chaetomella*), *кониотирий* (*Coniothyrium*), *фома* (*Phoma*) и другие обитают в почвах разного типа. Известны сферопсидные грибы, живущие

на субстратах, погруженных в воду, — виды родов *фома*, *диплодия* (*Diplodia*) и др. Некоторые сферопсидные грибы разрушают промышленные материалы.

Грибы рода *филлостикта* (*Phyllosticta*) паразитируют на живых листьях высших растений, реже на стеблях или плодах, вызывая округлые, продолговатые или угловатые пятна с темной узкой или широкой каймой. Пораженная ткань иногда выпадает и листья оказываются продырявленными. Пикниды одиночные или тесно сгруппированные, шаровидные, приплюснутые.

Виды рода филлостикта генетически связаны с сумчатыми грибами, преимущественно из семейства *Mycosphaerellaceae*. Довольно часто эти грибы представляют одну из несовершенных стадий в сложном цикле развития сумчатых грибов.

В настоящее время известно более 500 видов грибов из рода филлостикта. Они вызывают заболевания растений — *филлостиктозы*. Чаще они известны на представителях розоцветных, бобовых, сложноцветных и других семейств высших растений.

В пикнидах образуется множество конидий, погруженных в слизистое вещество. При наличии влажности оно набухает и конидии в виде белой, иногда розовой или сероватой ленты вытесняются из пикниды. Освобождаясь, лента конидий, склеенных слизью, причудливо изгибается, напоминая завитки спирали. У *Phyllosticta antirrhinii* — паразита львиного зева — выход конидий из пикниды может продолжаться 23 мин, а лента достигает длины 8 см! Попадая на лист, при благоприятных условиях конидии прорастают. Перед прорастанием они набухают, затем на одном или на обоих концах набухших конидий появляются ростковые гифы, которые некоторое время остаются несептированными и растут вдоль поверхности листа. Затем формируются перегородки и гифа проникает в подустичную полость, а потом дальше в ткань листа. Иногда гифа внедряется в гидатоды, т. е. водные устьица, служащие для выделения капельно-жидкой воды в процессе гуттации.

Грибы этого рода вызывают появление пятен. На них развиваются пикниды, а конидии, образующиеся в них, могут осуществлять вторичное заражение, прорастая и внедряясь в растительную ткань в непосредственной близости от первичных пятен.

Виды рода филлостикта развиваются чаще на вполне сформировавшихся и даже стареющих листьях, но известны случаи, когда они вызывают гибель молодых листьев и всего растения. Так, при филлостиктозе львиного зева поражаются листья, стебли, корневая шейка растений всех возрастов. Филлостикта бересклета, заражая листья 1—2-летних сеянцев, вызывает желто-коричневую и белую пятнистость листьев, которые засыхают, опадают, а сеянцы погибают.

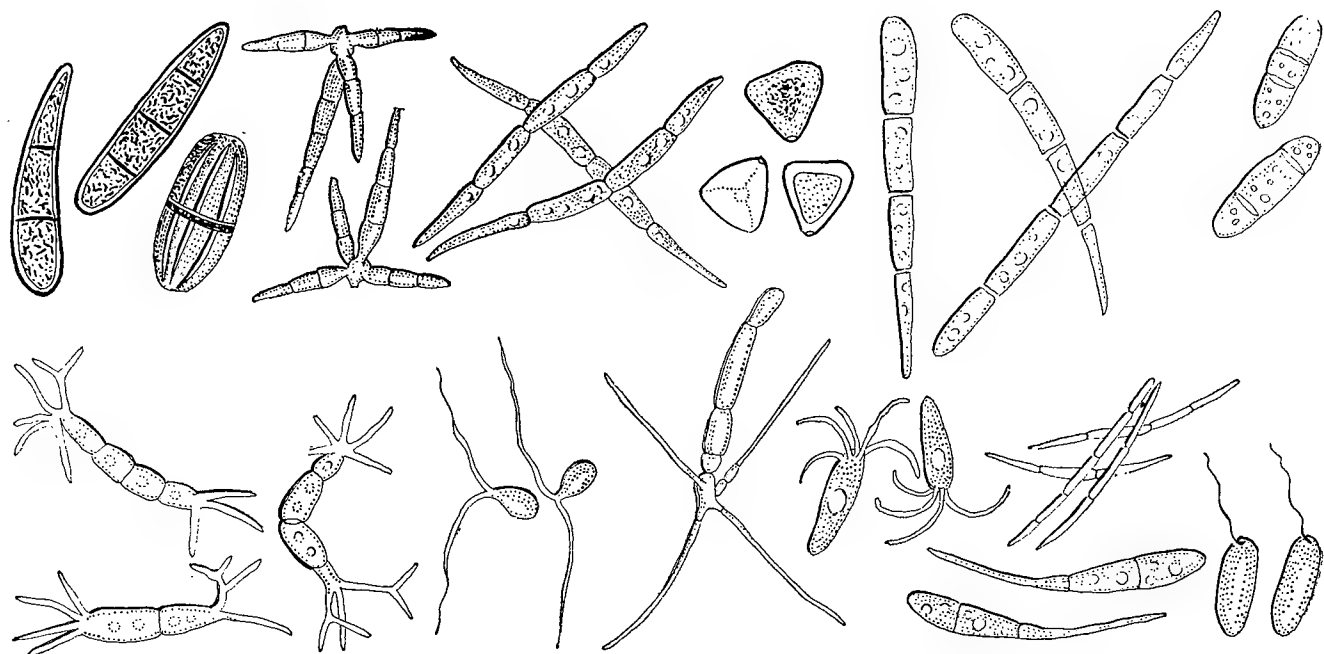


Рис. 275. Многообразие конидий сферопсидных грибов.

Наибольший вред виды рода филлостикта приносят плодовым, плодово-ягодным и техническим культурам. Наиболее вредоносен филлостиктоз яблони, который известен еще под названием «бурая пятнистость» (рис. 276).

Род *фома* (Phoma) объединяет сферопсидные грибы, характеризующиеся шаровидными, эллипсоидальными, приплюснутыми, погруженными в субстрат, реже выступающими, пикнидами с простым порусом или сосковидным устьищем конической формы (рис. 274). Стенки их темные, тонкие, параспектенхимные. Конидиеносцы простые, расположенные радиально или отсутствуют. Конидии бесцветные, реже слегка желтоватые, одноклеточные, разнообразной формы, от яйцевидных до цилиндрических, прямые или согнутые. Грибы этого рода генетически связаны с аскомицетами из родов *лептосферия* (Leptosphaeria), *дидимелла* (Didymella), *плеоспора* (Pleospora).

В роде *фома* насчитывают 200 видов. Они повреждают промышленные материалы, вызывая пятна на штукатурке внутри зданий с повышенной влажностью, разрушая лакокрасочные покрытия, размягчая бетон, например *фома сборный* (Ph. glomerata) и др.

Виды рода *фома* могут развиваться на некоторых сортах бумаги и картона.

Виды этого рода часто изолируются из почвы, из ризосферы разных растений (Ph. artemisiae, Ph. herbarum и др.). Последний гриб обычен на сухих стеблях разных травянистых растений, на

отмерших ветвях некоторых кустарников. У него образуются скученные, приплюснутые пикниды с сосочком, в которых развиваются продолговатые или яйцевидные конидии. Эти грибы обладают целлюлозоразрушающей активностью. К ним близок *фома сосновый* (Ph. pinastrella), известный на шишках и на разлагающейся хвое сосны в нижних слоях лесной подстилки.

Многие виды рода *фома* совместно с другими грибами образуют экологическую группу грибов, развивающихся в подстилке, на отмерших листьях и хвое, как в лесных, так и в степных сообществах.

Фома корневой (Ph. radialis) образует микоризу на корнях вересковых и орхидных растений. Гриб этот способен фиксировать азот. К азотфиксаторам относится и *фома свеклы* (Ph. betae) — паразит свеклы. Из почвы также выделяются виды *фома*, способные развиваться на безазотной среде. Эти грибы относятся к группе олигонитрофилов.

Фома свеклы вызывает поражение корней всходов свеклы, зональную пятнистость листьев (крупные, желтовато-бурые округлые пятна с концентрическими полосами) и сухую гниль корнеплодов.

Известны грибы рода *фома*, развивающиеся в воде рек, озер и морей.

Большинство грибов рода *фома* — сапротрофы или факультативные паразиты, проводящие часть жизненного цикла на живых растениях, они поражают в первую очередь стебли. Болезни, вызываемые этими грибами, называют *фомозами*.

Фома незначительный (Ph. exigua) многояден и известен на растениях 46 семейств. Гриб вызывает пятнистости стеблей, гнили корней и клубней картофеля и является возбудителем фомозной гнили. При этом на клубнях появляются вдавленные охряно-бурые пятна отмершей ткани с резким очерченным краем, напоминающие след от пуговицы. В пораженной ткани под действием гриба появляются пустоты, заполненные серым войлочным мицелием гриба, а в ткани и на ее поверхности — пикниды с конидиями. При посадке заболевших клубней в поле гриб из клубня переходит в почву и мицелий, развивается в корневой зоне и заражает вновь формирующиеся дочерние клубни. Источниками инфекции могут быть растительные остатки с пикнидами, больные клубни, почва. На отмерших частях растений после перезимовки обнаруживаются перитеции сумчатой стадии — *офиоболус пурпурородный* (Ophiobolus porphyrogenus), аскоспоры также могут заражать растения. Пораженные клубни отличаются плохой лежкостью.

Фома Рострупа (Ph. rostrupii) — возбудитель фомозной гнили моркови (табл. 48). Гриб заражает морковь в поле, заболевание это прогрессирует при хранении корнеплодов. На них появляются темные, на разрезе темно-коричневые пят-

на. На пораженных тканях развиваются мелкие черные пикниды. При посадке такой моркови для получения семян либо наступает гибель растений, либо на нижней части стебля, в местах прикрепления листьев, у основания соцветий, на цветоножках появляются темные с лиловым оттенком полосы и пятна. Спороношение гриба развивается и на пораженных семенах. Из зрелых пикнид выходят красными закрученными лентами многочисленные конидии, осуществляющие заражение. Выход конидий и их распространение происходит во влажную и теплую погоду. Инфекция сохраняется в зараженных семенах и растительных остатках в виде мицелия, пикнид и плодовых тел сумчатой стадии — *Leptosphaeria lebanoti*.

Для борьбы с фомозами необходимо соблюдать севообороты, обеззараживать посадочный материал и протравливать семена, а также уничтожать растительные остатки.

Фома трахейфиля (Ph. tracheiphila) поражает лимоны, апельсины, грейпфруты, мандарины, трифолиату, бигардию и другие цитрусовые, вызывая инфекционное усыхание, или мальсекко. Отличительным признаком этого заболевания («сухая болезнь») является появление оранжево-красного окрашивания древесины, заметного на изломе больных ветвей. В пикнидах, развивающихся на отмерших частях дерева, под эпидермисом формируется масса конидий. Они выходят из них слизистым шнуром длиной до 1 мм (рис. 278). При благоприятных условиях (относительной влажности воздуха от 65 до 95% и температуре от 2—3 до 30—32 °C) конидии прорастают. Часть из них через различного рода механические повреждения (даже через мельчайшие поранения от игл соседних ветвей), устьица листьев и т. п. внедряется в растение, другие гибнут, не осуществив заражения. Инкубационный период равен 48—58 дням при температуре 12,7—22,4 °C. Проникая в растения, гриб быстро распространяется по сосудам от места внедрения. Продвижение мицелия опережает появление окрашенных пятен. Мицелий гриба может продвигаться по древесине на глубину более 140 см, не окрашивая ее. Оранжево-красная окраска как бы сопровождает продвижение мицелия по древесине. Гибель дерева наступает не в результате закупорки мицелием проводящих сосудов, а от отравления растения токсинами гриба.

Основным очагом заболевания считается Италия, но впервые оно было описано в 1894 г. на островах в Эгейском море. Впоследствии болезнь стала известна в Палестине, где в 1934 г. полностью погибли плантации лимона. За несколько лет в Италии, в районе Палермо, погибло 60 тыс. деревьев. Столь же опустошительно было появление гриба на Средиземноморском побережье Турции, Греции, Франции. Предполагается, что к нам возбудитель был завезен в 1936 г. вместе с саженцами из Италии.

У видов рода *фомопсис* (Phomopsis) приплюснутые, чечевицеобразные, шаровидные или конические пикниды с устьищами на вершине. На субстрате они развиваются рассеянно или тесно скученными группами, часто в виде длинных линейных рядов. В отличие от предыдущих родов у грибов этого рода имеется небольшая строма.

Род включает свыше 100 видов. Многие из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов из порядка Diaportales. Грибы этого рода — паразиты, реже сапротрофы, развивающиеся на листьях и стеблях травянистых растений, на ветках, стволах, листьях деревьев и кустарников.

Фомопсис вексанс (Ph. vexans) — возбудитель сухой гнили (фомопсиз) баклажан (рис. 277). В СССР он встречается в Западной Грузии. Гриб теплолюбив (оптимум для прорастания конидий 27—37 °C, а минимум 8—9 °C) и влаголюбив. Он заражает все органы растения в течение всего вегетационного периода. Инкубационный период равен 8—12 дням при температуре 18—20 °C; при более высокой температуре он сокращается. Развитие спороношения наблюдается на плодах и пораженных тканях других органов растения. В пикнидах образуются одноклеточные бесцветные конидии двух форм — цилиндрические с двумя каплями масла и нитевидные. Гриб зимует в виде мицелия и пикнид в зараженных растительных остатках и семенах.

Для ограничения распространения заболевания рекомендуется не вывозить семена из ареала

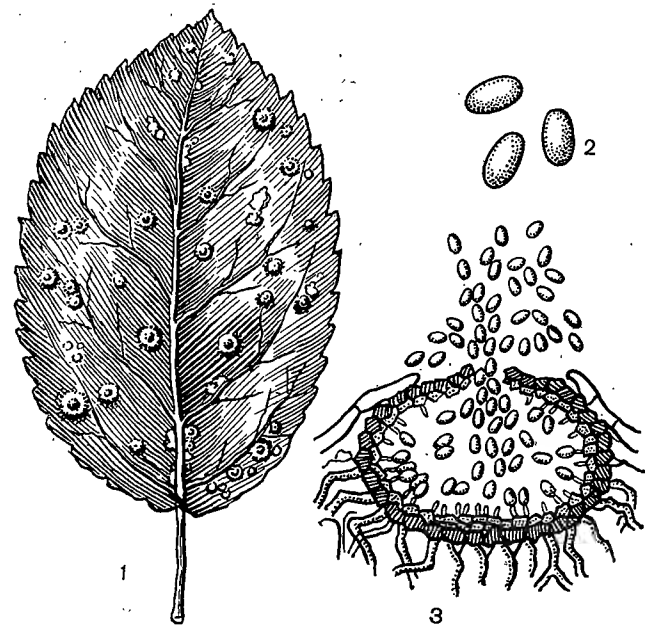


Рис. 276. Филлостиктоз яблони: 1 — пораженный лист яблони; 2 — конидии; 3 — разрез пикниды возбудителя.

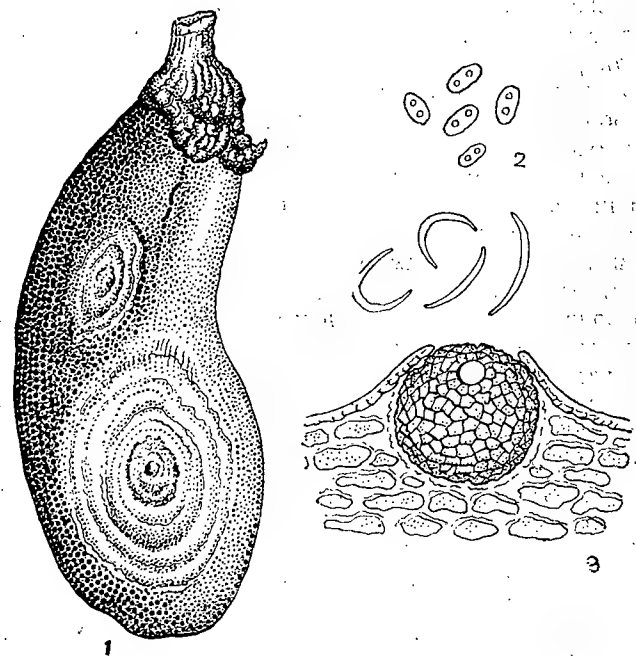


Рис. 277. Фомопсиз, или сухая гниль, баклажан (возбудитель — Phomopsis vexans): 1 — пораженный плод; 2 — конидии; 3 — пикнида.

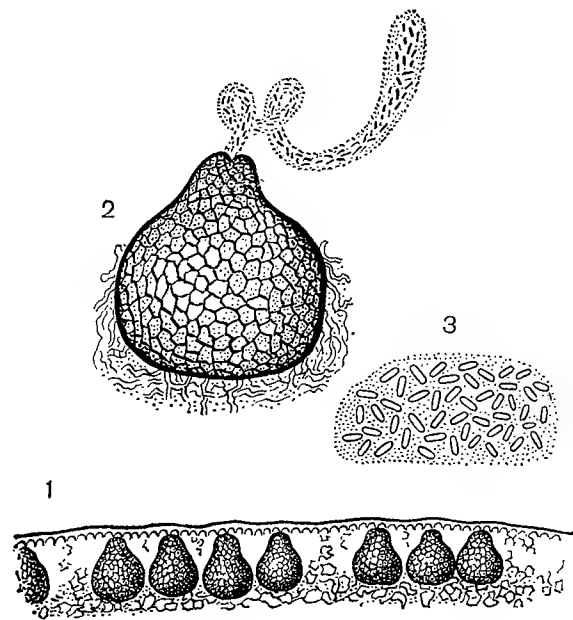


Рис. 278. Возбудитель инфекционного усыхания citrusовых *Phoma tracheiphila*:

1 — пикниды на поперечном разрезе пораженной ветви; 2 — пикнида и конидии, выходящие из нее; 3 — конидии.

болезни, а посев производить семенами, ввезенными из других районов, соблюдать правила агротехники.

Некроз коры и древесины citrusовых вызывает *фомопсис citrusов* (*Ph. citri*) — возбудитель меланоза. Рак ветвей инжира вызывает *фомопсис сереющий* (*Ph. cinerescens*) с сумчатой стадией *диапорте сереющий* (*Diaporthe cinerescens*).

У грибов рода *цитоспора* (*Cytospora*) имеется хорошо выраженная строма, напоминающая строму сумчатых грибов рода *вальса* (*Valsa*). Строма может быть многокамерной, т. е. расчлененной на настоящие камеры (пикниды) с обособленными стенками, или не разделенной на камеры, простая или ложномногокамерная с сосковидным устьищем. На пораженных органах растений грибы этого рода заметны в разрывах эпидермиса или перидермы в виде различно окрашенных эктостром (пластинок или дисков).

Эктострома — верхняя часть стромы, образующаяся вокруг устьища и отличающаяся от эндостромы (нижняя часть, погруженная в субстрат) более твердой консистенцией и менее яркой окраской. Эктострома способствует разрыву поверхностных слоев ткани растения-хозяина, обеспечивая выход конидий. Они образуются на конидиеносцах разной формы, от простых, не ветвящихся до кустистых. Конидии маленькие, в массе грязно-белые, желтоватые, красные и даже черные, выходящие на поверхность субстрата студенистыми ярко окрашенными тяжами или капельками.

Грибы рода *цитоспора* входят в цикл развития рода *вальса* (с. 149). В роде *цитоспора* описано свыше 400 видов. Они развиваются преимущественно на засохших стеблях, ветвях и побегах древесных пород, значительно реже встречаются на стеблях и листьях травянистых растений. В СССР они обнаружены на растениях из 147 родов. Известны отдельные случаи изолирования этих грибов из почв. Наибольшее их количество встречается в умеренных зонах. В тропиках обнаружено всего 33 вида.

Цитоспороз, или усыхание косточковых, — широко распространенное заболевание этих культур. Оно известно на абрикосе, персике, черешне. Цитоспороз вызывает гибель всего растения, а не только усыхание отдельных его ветвей. Известно несколько видов рода *цитоспора* — возбудителей этого заболевания. Они способны легко переходить с одной породы на другую в пределах косточковых культур. Мицелий этих грибов распространяется в коре и древесине, где развивает погруженные стромы, в которых образуются конидии. Во влажную погоду они выходят ярко-оранжевыми, склеенными слизью лентами. Заражение осуществляется главным образом через механические повреждения, и болезнь в зависимости от условий среды прогрессирует. Пораженные деревья в саду отличаются от здоровых крупными разрастающимися язвами на потемневшей коре. Участки пораженной древесины под язвой имеют вид темно-синей полосы, а на поперечном срезе — вид сектора.

Процесс увядания усиливается при воздействии на деревья засухи, солнечных ожогов, подмерзания и т. п. Гриб не требователен к температуре, и в южных районах заражение косточковых пород возможно даже в зимний период.

Цитоспора Шульцера (*C. schulzeri*) — один из возбудителей цитоспороза семечковых пород (рис. 279). Пикниды гриба имеют неполные перегородки, и в стромах обычно формируется от 2 до 14—17 камер. В них развивается множество мелких, слегка изогнутых конидий. Выбрасывание спор происходит при повышенной влажности в виде оранжево-красной спирали. Гриб заражает растения семейства розоцветных, основной его хозяин — разные виды яблонь.

Грибы рода *цитоспора* часто поражают тополь, пихту, ель и сосну. Для борьбы с цитоспорозом в садах и парках следует раны на деревьях зачищать и замазывать особыми смесями, а сильно пораженные деревья уничтожать.

У грибов рода *зития* (*Zythia*) пикниды шаровидные, мягкие, восковатые, с оболочками светлых тонов (от беловатых до красных), с бесцветными одноклеточными конидиями. На субстрате пикниды расположены одиночно или группами, в стромах или без нее.

Многие виды рода *зития* входят в цикл развития сумчатых грибов: *нектрии* (*Nectria*), *биатореллы* (*Biatorella*) и т. д. По образу жизни они — паразиты или сапротрофы.

Наиболее распространен гриб *зития смоляная* (*Z. resinae*). Он развивается на свежей смоле ветвей и стволов сосны, образуя тесно сгруппированные пикниды грязно-красного цвета.

Зития сосновая (*Z. pinastri*) может развиваться сапротрофно на опавшей хвое и шишках сосны и паразитировать на укороченных побегах этого дерева, вызывая их усыхание. Оранжевые пикниды гриба и выходящие из них золотисто-желтой капелькой конидии особенно хорошо заметны во влажную погоду.

Род *лептотирий* (*Leptothyrium*) имеет плоские пикниды, внутренняя полость которых прикрыта тонким щитком из параплектенхиматической ткани, без отверстия. При созревании щиток неправильно растрескивается и оттуда выходят одноклеточные бесцветные конидии.

Известно свыше 100 видов грибов этого рода. Они паразитируют на листьях, плодах, ветках, распространены преимущественно в тропиках, хотя встречаются и в умеренной зоне.

Наиболее известен возбудитель «мухоседа», или *лептотириоза* плодов розоцветных, преимущественно яблок и груш, — *L. romi* (табл. 48). На пораженных плодах при хранении развиваются многочисленные очень мелкие черные точки, похожие на экскременты мух. Эти точки — скопление мельчайших приплюснутых пикнид гриба. На листьях грецкого ореха развивается *лептотирий ореховый* (*L. juglandis*), на листьях скумпии — *лептотирий средний* (*L. medium*).

Роды *динемаспорий* (*Dinemasporium*), *дотихиза*

(*Dothichiza*) и *дисцелла* (*Discella*) с одноклеточными бесцветными спорами различаются между собой по строению пикнид. Пикниды у них чашевидные или блюдцевидные. У первого рода они поверхностные со щетинками, у двух последних — погруженные; у дотихизы они закладываются шаровидными, а потом становятся блюдцевидными. Почти все виды — сапротрофы, развиваются на сухих ветках, стеблях и других частях растений.

Динемаспорий злаковый (*Dinemasporium gramineum*) поселяется на засохших стеблях и листьях разных злаков, в пикнидах у него одноклеточные конидии с длинными щетинками по обоим концам.

Среди грибов рода дотихиза известны паразитные формы: *дотихиза ржавая* (*Dothichiza ferruginea*) паразитирует на ветвях сосны и периодически вызывает их массовое засыхание. Гриб встречается в Финляндии, Норвегии и в других европейских государствах, в некоторых районах нашей страны.

Дотихиза тополевая (*D. populea*) — возбудитель рака стволов и ветвей тополя, ясеня, осины. Гриб распространен в полегающих лесных полосах степной зоны Советского Союза. Часто встречается во Франции, Италии, США.

Кроме родов с бесцветными одноклеточными конидиями, в порядке сферопсидных грибов имеются и формы с одноклеточными, но окрашенными конидиями.

Пикниды грибов рода *кониотирий* (*Coniothyrium*) содержат одноклеточные, дымчатые или оливковые конидии, мелкие, длиной до 15 мкм,

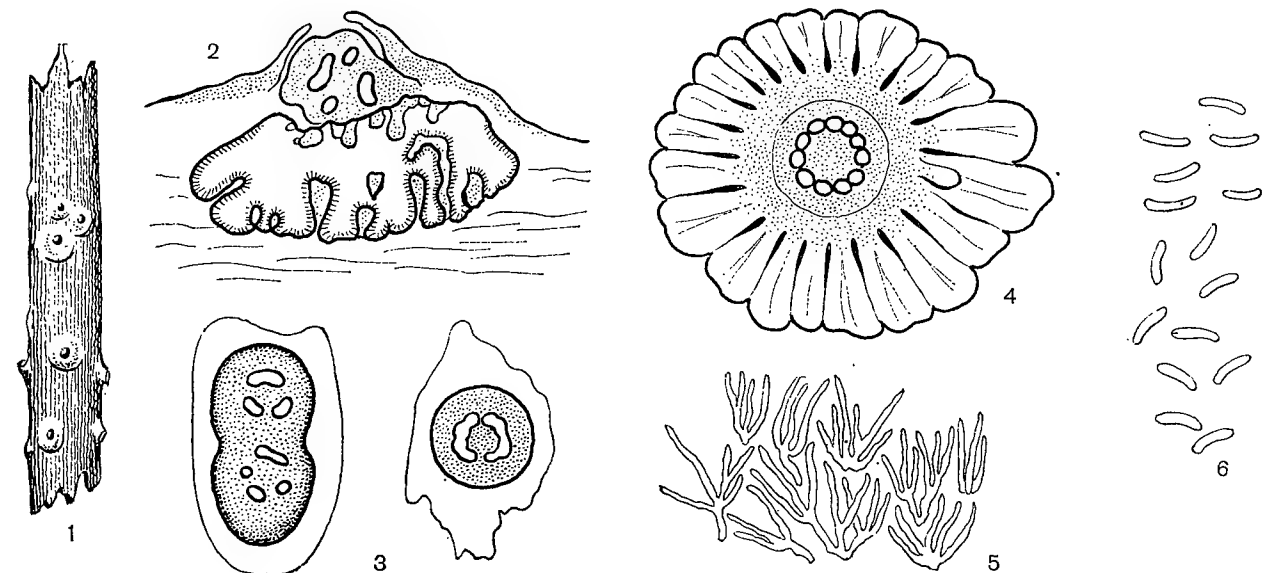


Рис. 279. Цитоспора Шульцера (*Cytospora schulzeri*):

1 — внешний вид спороношения на ветке яблони; 2 — продольный разрез стромы; 3 — поперечные разрезы через диски; 4 — поперечный разрез стромы; 5 — конидиеносцы; 6 — конидии.

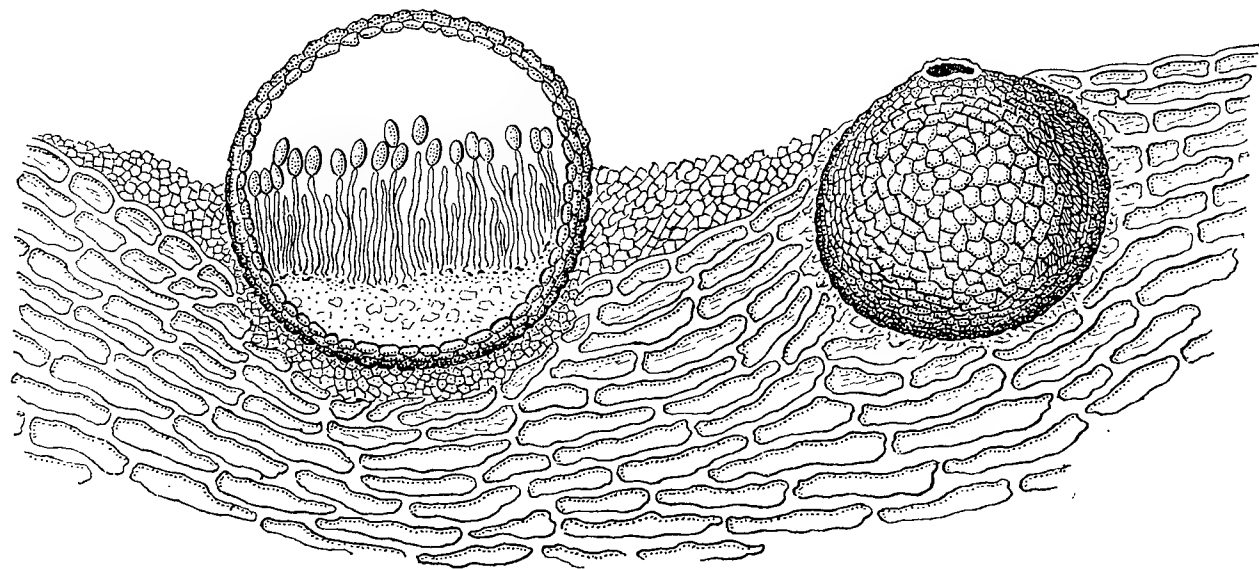


Рис. 280. Возбудитель белой гнили винограда *Coniothyrium diplodiella*. Слева — разрез пикниды (видны конидии на конидиеносцах); справа — пикнида.

развивающиеся на коротких конидиеносцах. Многие из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов. Среди видов этого рода имеются сапротрофы и паразиты. На листьях агавы паразитирует *кониотирий концентрический* (*C. concentricum*), а *кониотирий диплодиелла* (*C. diplodiella*) — паразит винограда. Он зимует на зараженных опавших ягодах, листьях, побегах в виде пикнид, мицелия, склероциев, может сохраняться в почве (рис. 280).

Выживаемость в почве известна и для других представителей этого рода. Например, *кониотирий Фукеля* (*C. fockelii*) изолирован из почв умеренных зон и Дальнего Востока. Этот же гриб развивается на сухих частях самых различных растений (малины, крушины, барбариса, лимона и т. д.).

Среди видов этого рода имеются микопаразиты, поселяющиеся на плодовых телах грибов и на лишайниках, например *кониотирий лишайниковый* (*C. lichennicolum*) обнаружен на талломах лишайника рода *Parmelia* в Полесье.

В природе грибы рода *кониотирий* активно размножаются. При росте на искусственных питательных средах у некоторых видов наблюдается обратное явление: они длительное время существуют в мицелиальной фазе. Только при облучении мицелия ультрафиолетовым светом происходит сокращение периода вегетативного роста и наблюдается скорейший переход к спорообразованию. Появление спорония у некоторых видов *кониотирия* наблюдалось уже через 3 дня после облучения. То, что ультрафиолетовые лучи стимулируют спорообразование у грибов, впервые было отмечено у видов рода *кониотирий*.

Род *сферопсис* (*Sphaeropsis*) характеризуется шаровидными пикнидами с сосковидным устьцем, в которых развиваются дымчатые или оливковые, яйцевидные или продолговатые конидии. Многие из грибов этого рода являются конидиальными стадиями сумчатых грибов родов *ботриосфера* (*Botryosphaeria*), *физалоспора* (*Physalospora*) и т. д. По образу жизни они паразиты или сапротрофы.

Sphaeropsis malorum — возбудитель черного рака плодовых деревьев (табл. 48) и входит в цикл развития *физалоспоры obtusa* (*Physalospora obtusa*). На листьях яблони гриб вызывает коричневую пятнистость, на которой к осени образуются пикниды; на цветках и плодушках поражение напоминает ожог, на плодах — черную гниль. На скелетных сучьях и штамбе появляются красно-бурые вдавленные разрастающиеся пятна. Постепенно кора становится как бы обугленной, откуда и произошли народные названия заболевания — «ожог», «огневица», «антонов огонь». От обилия пикнид под эпидермисом кора становится бугристой, напоминая кожу птиц. Затем отмершая, почерневшая кора отпадает, обнажая черную древесину. Гибель дерева может наступить очень быстро (в течение 3—4 лет).

Гриб поражает деревья старше 20 лет и ослабленные неблагоприятными воздействиями окружающей среды. Опыты показали, что пятна черного рака при искусственном заражении за 4 месяца достигали 24 см на ослабленных ветках, а на относительно здоровых — 10 см. Заражение происходит через морозобойные трещины, места солнечных ожогов, повреждения коры насекомыми и другие раны.

Наиболее восприимчивы к заболеванию яблони, менее — груша, айва; поражаются мушмула, хурма, грецкий орех, благородный лавр, гранат.

Род *аскохита* (*Ascochyta*) — один из наиболее обширных родов сферопсидных грибов — включает свыше 500 видов. У грибов этого рода шаровидные или приплюснутые пикниды с простым округлым отверстием (порусом) или с разнообразным по форме устьцем, погруженные в ткань листьев, стеблей, ветвей, плодов или других органов растений. В пикнидах развиваются разнообразные по форме (от цилиндрических до веретеновидных) и размерам конидии, прямые или слегка изогнутые, сначала одноклеточные, потом двухклеточные, иногда трехклеточные, бесцветные или с очень слабой окраской.

Грибы этого рода — паразиты, вызывающие пятнистости разных частей растений, варьирующие по форме и окраске. Болезни, вызываемые *аскохитами*, называют *аскохитозами*. Чаще виды грибов рода *аскохита* паразитируют на растениях из семейств бобовых, сложноцветных, розоцветных, пасленовых и т. д. Основная масса видов рода *аскохита* — мезофилы, т. е. приуроченные к умеренно влажным и теплым местообитаниям. Среди *аскохит* есть типично гигрофильные виды, развивающиеся на прибрежных растениях, в условиях повышенной влажности: например, *аскохита водная* (*A. aquatica*) — на ряске, *аскохита Бойда* (*A. boydii*) — на стрелолисте и т. д. Есть и ксерофильные виды, обитающие на растениях, произрастающих при недостатке влаги, сухости воздуха, повышенной инсоляции. Среди

аскохит имеются виды, заражающие какой-либо один вид растения-хозяина; виды, развивающиеся на растениях из нескольких родов одного семейства; поражающие растения нескольких видов одного рода. Эти грибы развиваются на травах, кустарниках и деревьях, они характеризуются определенным сезонным циклом развития. Продолжительность вегетации у разных видов различна и колеблется от 4 до 16 недель.

Аскохита гороха (*A. pisi*) вызывает опаснейшее заболевание всех надземных органов растений (рис. 281, 282). Болезнь проявляется на листьях в виде желтоватых, затем бурых пятен, на стеблях — пятна по цвету такие же, но вытянуты в длину. Семена заболевших растений щуплые, с коричневыми пятнами, иногда все коричневатые. На пораженных участках развиваются пикниды. В цикле развития другого возбудителя *аскохитоза гороха* *A. pinodes* имеется сумчатая стадия *Didymella pinodes*, развивающаяся на подсыхающих пораженных частях растений. Ареал этого гриба достаточно широк, он встречается везде, где возделывают горох (карта 10).

Развитие пятнистости на бобовых растениях иногда приводит к надламыванию и переламыванию стеблей (возбудители *A. fabiei*, *A. fabae* и др.), к деформированию их (возбудители *A. caulicola* и др.).

Возбудители *аскохитозов* сохраняются на послеуборочных зараженных остатках, в пораженных семенах в виде мицелия, пикнид и перитециев (у тех видов, у которых имеется сумчатая стадия).

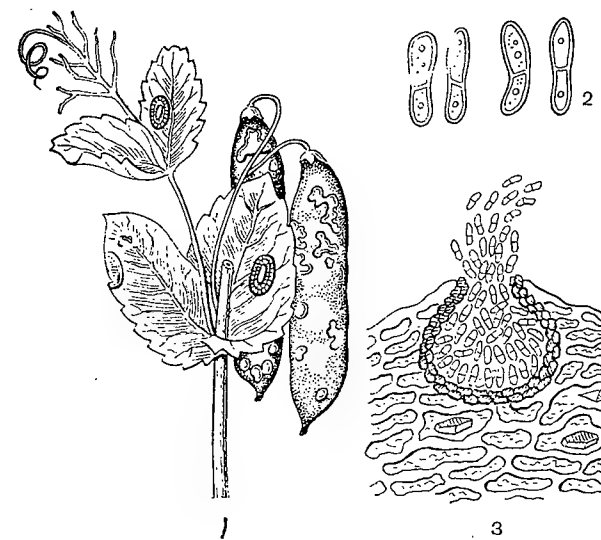


Рис. 281. Аскохитоз гороха (возбудитель — *Ascochyta pisi*); 1 — пораженные лист и боб гороха; 2 — конидии; 3 — разрез пикниды.

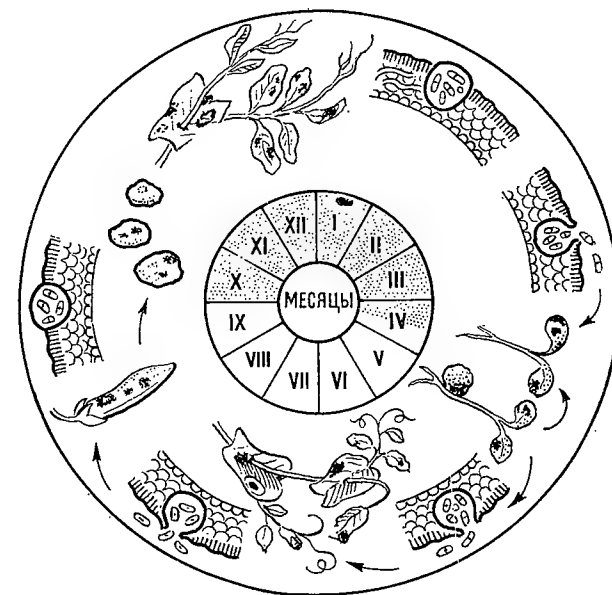
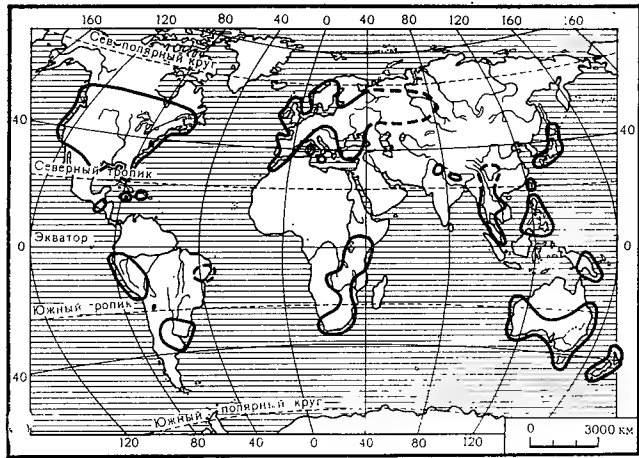


Рис. 282. Схема цикла развития возбудителя *аскохитоза* гороха.



Карта 10. Ареал аскохитоза гороха.

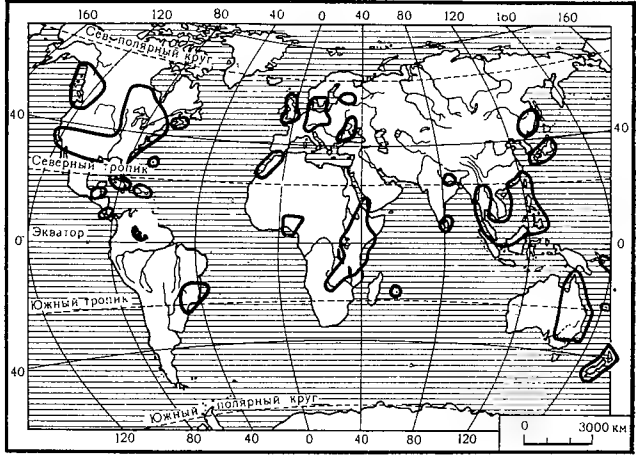
При наступлении благоприятных условий весной на мицелии развиваются новые пикниды и перитеции, а конидии и сумкоспоры заражают всходы. Конидии распространяются брызгами дождя, каплями росы, насекомыми, токами воздуха.

Болезнь приводит к уменьшению густоты растений, их облиственности, снижению урожая.

Аскохита огурца (*A. cucumeris*, табл. 48, сумчатая стадия *Didymella bryoniae*) — возбудитель аскохитоза многих тыквенных культур. Заболевание известно как на возделываемых (огурцах, дынях, арбузах, тыкве, люффе и др.), так и на дикорастущих растениях этого семейства, как в открытом, так и в защищенном грунте. Поражаются стебель, боковые побеги, листья, черешки, усы, плодоножки, плоды (табл. 48). Аскохитоз тыквенных — широко распространенное заболевание, известное во многих государствах мира (карта 11). Возбудитель аскохитоза может развиваться при значительных колебаниях температуры (от 10 до 32 °C) и в широких пределах относительной влажности (20—100%). От одного растения к другому инфекция передается во время ухода за растениями, поливными водами, токами воздуха. При наличии заболевания в воздухе теплиц содержится громадное количество конидий — при их улавливании на 1 мм² поверхности оседает от 30 до 75 штук. Гриб проникает в растения через ранки, остающиеся после удаления листьев, боковых побегов и другие механические повреждения. Сохраняется гриб в больных растительных остатках и в семенах (зараженность семян одного семенника, получаемого с больного растения, достигает 33%, иногда и более).

Аскохита хризантем (*A. chrysanthemi*) поражает надземные и подземные органы растений. Наиболее восприимчивы к заболеванию соцветия.

Аскохитоз хризантем известен в Европе, Азии (Япония), Африке, Северной Америке, Австралии. В СССР этого заболевания нет.



Карта 11. Ареал аскохитоза тыквенных.

Злаки также поражаются разными видами рода аскохита. Известно 10 видов аскохит, поражающих злаки. Иногда они причиняют значительный ущерб.

Общими мерами борьбы с аскохитозами является уничтожение растительных остатков, тщательное обеззараживание теплиц, где возделывают поражаемые этими грибами растения, соблюдение севооборота. Необходимо сортировать, очищать и протравливать семена, соблюдать правила агротехники и рекомендуемые меры борьбы, которые описаны в специальной литературе.

Двухклеточные окрашенные конидии имеются у грибов рода *диплодия* (*Diplodia*). Конидии от сероватого до темно-коричневого цвета, в массе желто-коричневые, длиной свыше 15 мкм. В молодости конидии одноклеточные и напоминают конидии сферопсис. Некоторые из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов родов *кукурбитария* (*Cucurbitaria*), *оттия* (*Ottia*), *дидимосферия* (*Didymosphaeria*) и др.

В настоящее время известно до 30 видов этих грибов. Они развиваются на отмерших частях растений, на живых растениях.

Из грунта морского дна Черного моря, с глубины 5,5 м, была изолирована *диплодия таллази* (*D. thalasi*). Другой гриб — *диплодия травяная* (*D. herbarum*) — встречается на отмерших стеблях многих травянистых и древесных растений, образует шаровидные, скученные, сначала погруженные, потом выступающие пикниды с оливковыми конидиями.

Из патогенных грибов наиболее известна *диплодия кукурузы* (*D. zeae*) — возбудитель диплоидоза, или сухой гнили, кукурузы, распространенный в странах Африки (Конго, Кении, Сомали и др.), Азии (Япония), во многих государствах Европы, Америки и т. д. (рис. 283).

Гриб влаголюбив и теплолюбив. Оптимальные условия для прорастания конидий и развития

мицелия 20—30 °C, ниже 10 и выше 35 °C гриб не развивается. Вспышки диплоидоза возникают при наличии высокой температуры и повышенной влажности.

Гриб поражает початки и зерна в них, стебли, листья, корни, проростки.

Возбудитель зимует в виде мицелия и пикнид в заболевших зернах. Он может сохраняться на зараженных остатках больных растений в почве до трех лет.

Из других видов диплодии можно назвать *диплодию конопли* (*D. cannabines*) — возбудителя черной точечности стеблей конопли, сопровождающейся размочаливанием стеблей. В пикнидах развиваются слабо-зеленоватые конидии.

Род *стагоноспора* (*Stagonospora*) объединяет формы с шаровидными пикнидами, в которых развиваются бесцветные конидии с перегородками (от 1 до 5), разнообразные по форме (продолговатые, цилиндрические, веретеновидные и т. д.). Известно свыше 200 видов этих грибов. Многие из них ведут сапротрофный образ жизни, развиваясь на сухих стеблях и листьях растений (травях, кустарниках, деревьях). Некоторые — паразиты.

В пикнидах грибов рода *гендерсония* (*Hendersonia*) образуются разнообразной формы (от веретеновидной до цилиндрической) конидии с двумя или несколькими перегородками (до 9), от дымчатого до каштаново-коричневого цвета. Крайние клетки таких многоклеточных конидий иногда бывают бесцветными. Часто конидии окружены студенистой оберткой. Известно 250 видов этого рода, распространенных повсеместно.

Среди видов рода *гендерсония* есть как паразиты, так и сапротрофы. Они развиваются на травах, кустарниках, деревьях; поражая листья, вызывают преждевременное их засыхание и опадение из-за пятен, покрывающих листовую пластинку. Некоторые из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов.

Из 12 видов рода *гендерсония* на плодовых деревьях в СССР паразитирует на яблоне *H. mali*, на листьях ряда пород — *H. foliorum*, где они вызывают пятнистость листьев. Остальные виды — сапротрофы, поселяющиеся на сухих ветвях плодовых деревьев.

У грибов рода *камароспорий* (*Camarosporium*) перегородки в конидиях поперечные и продольные. Их известно до 100 видов. Они распространены повсеместно, достигая наибольшего разнообразия в пустынной зоне. Большинство видов — сапротрофы, но среди них имеются и паразиты.

На кормовых растениях юга пустыни Кызылкум (изене, терскене, полыни, эбелеке, чогоне и др.) встречается 5 видов камароспориев, отличающихся между собой по ряду микроскопических признаков. Они — паразиты, приносящие значительный вред растениям.

Выживаемости возбудителей камароспориоза в условиях засухи и высокой инсоля-

ции в пустынных способствует наличие толстостенных пикнид, погруженных в ткани растения-хозяина, крупных темноокрашенных конидий. Подобные черты присущи не только видам родов с темноокрашенными конидиями, наиболее распространенным в пустыне (камароспориум, кониотирий, гендерсония, диплодия), но и видам сферопсидных грибов со светлоокрашенными конидиями, также часто встречающимся в пустынной зоне (септория, фома, филлостикта).

S. varium вызывает в Алтайском крае заболевание косточковых пород (вишни, абрикоса, черемухи), известное под названием «подпревание». Оно проявляется на деревьях, растущих в местах, где скапливается много снега и он медленно тает. На ослабленные деревья нападает этот гриб, довершая процесс их гибели. В местах поражения заметны довольно крупные пикниды гриба, группами выступающие из-под коры (рис. 284).

У грибов рода *септория* (*Septoria*) конидии веретеновидные, цилиндрические, игольчатые, прямые или согнутые, бесцветные, с различным числом перегородок или без них. Они развиваются в пикнидах разной формы (от шаровидной до приплюснутой). Грибы этого рода — паразиты, вызывающие на пораженных органах растений пятна, различные по форме, величине и окраске.

Некоторые представители септорий являются конидиальными стадиями сумчатых грибов семейства микосферелловых (*Mycosphaerellaceae*).

Род *септория* наиболее обширен среди сферопсидных грибов, в нем насчитывается свыше

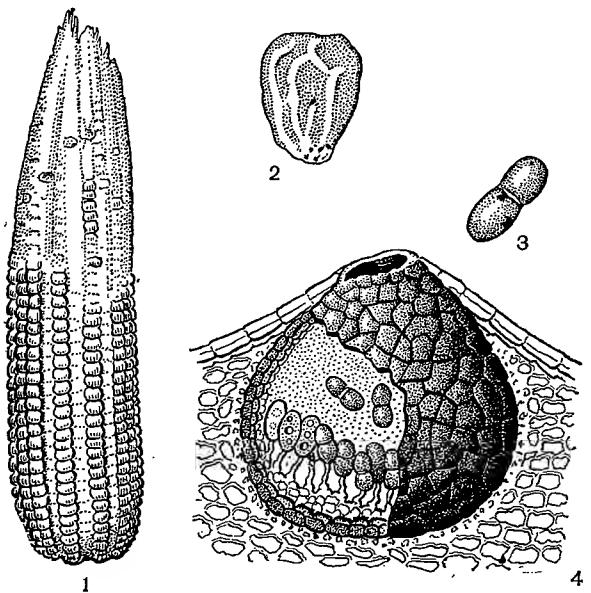


Рис. 283. Диплоидоз, или сухая гниль, кукурузы (возбудитель — *Diplodia zeae*):

1 — пораженный початок; 2 — пораженное зерно; 3 — конидии; 4 — разрез пикниды (видны конидии на конидиеносцах).

1000 видов. В СССР виды рода септория наиболее изучены на Украине (304 вида), в Эстонии (237 видов), в центральных черноземных областях (245 видов), в Казахстане (223 вида) и в Армении (155 видов).

Виды рода септория чрезвычайно широко распространены по земному шару. Они известны на Крайнем Севере, в знойных пустынях, на равнинах и в горах. Например, *септория альпикола* (*S. alpicola*) встречается в Норвегии на высоте 1400 м над уровнем моря. Она же найдена и севернее 68-й параллели. *Септория щавеля* (*S. rumicis*) развивается в условиях высоких широт — в Казахстане, Армении, Туркмении и т. д. Такое обширное расселение септорий обусловлено большой пластичностью грибов и их способностью приспосабливаться к различным экологическим условиям.

Однако наиболее благоприятными для развития септории районами считают места с умеренным, мягким и влажным климатом.

Наибольшее количество видов септорий в разных районах паразитирует на злаках, сложноцветных, губоцветных, розоцветных, зонтичных и т. д.

Все виды септорий обладают определенным ритмом развития и могут вегетировать с ранней весны до поздней осени. Большинство септорий, паразитирующих на травах, листьях кустарников и деревьев, начинают и заканчивают жизненный цикл вместе с растением-хозяином. Наиболее короткий цикл развития у септорий, развивающихся на эфемерах и эфемероидах: например, *септория ветреницы* (*S. anemoneae*) развива-

ется на ветренице лютиковидной (*Anemone ranunculoides*).

Большинство септорий — мезофилы. Например, *септория сныти* (*S. aegorodii*) часто развивается на сныти (*Aegorodium podagraria*) по влажным оврагам, опушкам леса и т. д. Меньшее число видов — ксерофилы. Например, *септория двухклетная* (*S. bispora*) поражает песчаную осоку (*Carex physodes*) в пустыне Каракумы, а *S. segebrankowii* известна на разных видах астрагалов, произрастающих в барханных песках Туркмении и в сухих донских степях. Имеются и гигрофилы. *Септория тростника* (*S. phragmitis*) встречается повсеместно там, где произрастает тростник (*Phragmites communis*): по берегам водоемов, болотам, болотистым лугам. *S. ascophylla* паразитирует на бурой водоросли *Ascophyllum nodosum*, распространенной в северных морях. Некоторые виды нетребовательны к экологическим условиям и развиваются везде, где может расти растение-хозяин.

Среди видов септорий есть как узкоспециализированные, так и широкоспециализированные виды. Болезни растений, вызываемые ими, называются септориозами.

Септориозы злаков проявляются в виде светлоржавых или бурых пятен на листьях, листовых влагалищах, иногда на колосковых чешуйках (табл. 48). При сильном поражении листья засыхают, а зерна становятся щуплыми или совсем не развиваются. На пораженных органах развиваются пикниды. Листовые септориозы вызывает *септория злаковая* (*S. graminis*), гибель всходов — *септория пшеницы* (*S. tritici*), пораже-

ние колосковых чешуек и зерна — *септория нодорум* (*S. nodorum*). Все они заражают и другие органы растений. Известны также *септория овса* (*S. avenae*), *септория ячменя* (*S. hordei*) и многие другие. Среди возбудителей септориозов злаков есть и многоядные виды, паразитирующие на разных злаках (например, септория пшеницы).

Возбудители септориозов перезимовывают на отмерших частях больных растений на почве или в почве на небольшой глубине мицелием (иногда в виде склероциев), пикнидами, перитециями (те виды, которые входят в цикл развития сумчатых грибов). В течение лета гриб паразитирует на растениях, образуя несколько поколений пикнид. Конидии, формирующиеся в них, способствуют распространению гриба. Конидии возбудителей септориозов разносятся каплями воды, насекомыми и воздушными течениями. Они обнаруживались в воздухе на расстоянии до 100 м от посевов и на высоте полутора метров. Максимальное количество их наблюдалось на высоте 45—75 см, т. е. на уровне зараженных листьев.

Для борьбы с септориозами рекомендуют протравливание семян и мероприятия, способствующие разложению растительных остатков в почве.

Довольно часто встречаются септориозы дикорастущих и возделываемых растений семейства зонтичных (*Umbelliferae*). Септориозы съедобных видов зонтичных, употребляемых в свежем виде, снижают товарную ценность их, ухудшают вкусовые и питательные качества. На пищевых зонтичных известно несколько видов септорий (на сельдерее — *S. apii*, на петрушке и укропе — *S. petroselinii*, на пастернаке — *S. pastinaceae* и *S. pastinacina*, на тмине — *S. cari* и *S. umbelliferarum*, на кориандре — только последний гриб и т. д.). Паразитируя на листьях, стеблях, черешках, септории вызывают пятна, варьирующие по форме, цвету и образующие пикниды с характерными для каждого вида конидиями (рис. 285). Во время вегетации растений грибы распространяются конидиями, а зимуют на отмерших частях больных растений в виде мицелия или пикнид. Некоторые виды сохраняются с семенами.

Септория томатов (*S. lycopersici*) — возбудитель белой пятнистости. На листьях, стеблях, иногда на плодах томатов, в центре беловатых пятен, окруженных каймой, развиваются пикниды. В цикле развития гриба имеется только конидиальная стадия. В пикнидах в громадном количестве образуются нитевиднo-цилиндрические с перегородками конидии. Они отчлениаются от одних и тех же конидиеносцев несколько раз. За лето гриб образует несколько поколений, заканчивая жизненный цикл за 8—14 дней. Освобождение конидий происходит только во время дождя или росы, поэтому распространению гриба способствуют высокая влажность воздуха, обилие осадков и умеренная температура (около 20 °C). Гриб сохраняется на отмерших листьях и семе-

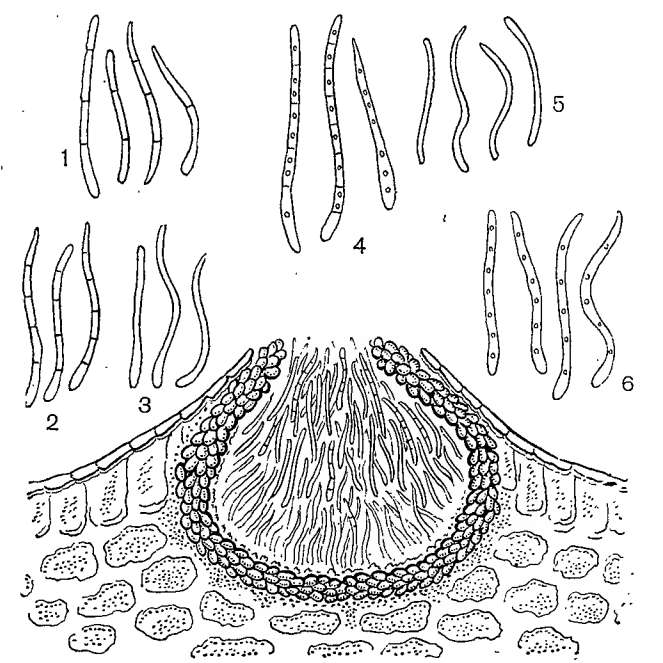


Рис. 285. Возбудители септориоза зонтичных. Внизу — разрез пикниды септории сельдерея (*Septoria apii*); вверху — конидии различных видов возбудителей: 1 — септория сельдерея (*S. apii*); 2 — септория тмина (*S. cari*); 3 — септория зонтичных (*S. umbelliferarum*); 4, 5 — септории пастернака (*S. pastinacina*, *S. pastinaceae*); 6 — септория петрушки (*S. petroselinii*).

нах. Возбудитель поражает томаты, редко картофель, баклажан, черный паслен и дурман.

Белую пятнистость флоксов вызывает *септория флоксов* (*S. phlogis*). Пятна ухудшают внешний вид растений и приводят к их преждевременному засыханию (рис. 286).

ПОРЯДОК АГОНОМИЦЕТЫ (AGONOMYCETALES)

Некоторые грибы не образуют никаких спороношений или они у них встречаются очень редко. В цикле их развития имеются только грибница и склероции. Такие грибы называют стерильными мицелиями (*Mycelia sterilia*).

Виды рода *склеротийум* (*Sclerotium*) вызывают гниль растительных тканей — корней сахарной свеклы, стеблей кукурузы, подсолнечника и других растений. При поражении растений грибом *S. bataticola* части растений становятся серовато-черными от обильного образования черных мелких (50—150 мкм) склероциев, отчего болезнь часто называют угольной гнилью (рис. 287).

Гриб паразитирует на многих растениях, особенно часто на подсолнечнике, где вызывает пепельную гниль, на кукурузе, сорго (угольная гниль) и некоторых других. Склероции этого гриба чаще прорастают мицелием, внедряющимся

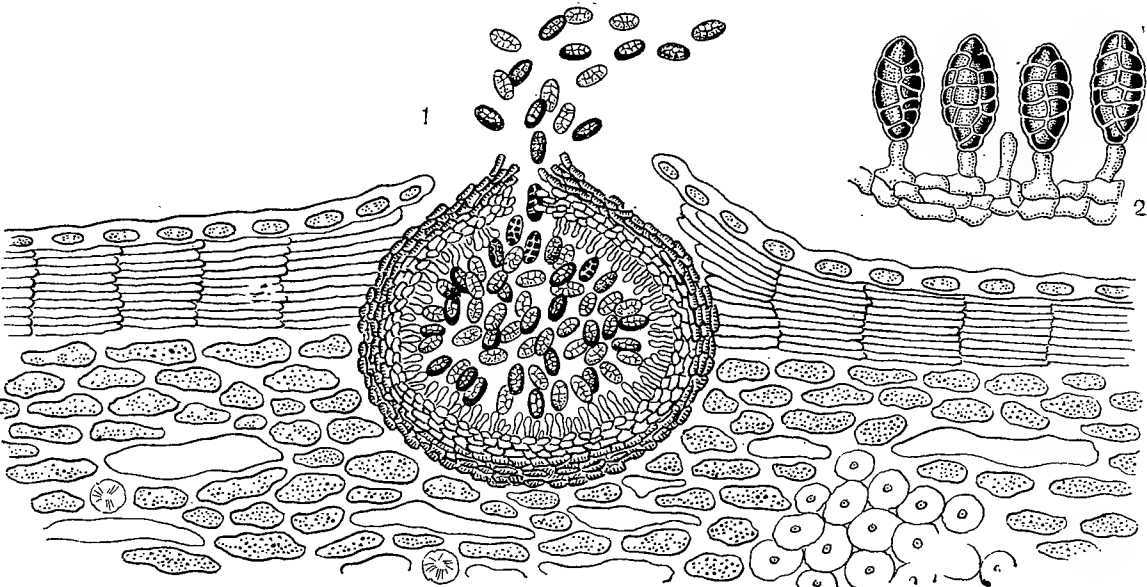


Рис. 284. Возбудитель камароспориоза косточковых пород *Camarosporium varium*: 1 — разрез пикниды и конидии, выходящие из нее; 2 — конидии на конидиеносцах.

в растения. Гриб очень теплолюбив, поражает растения при температуре 30—37 °С. Поэтому заболевания, вызываемые этим грибом, — с к л е р о т и о з ы встречаются преимущественно на юге или в годы с жарким летом.

Возбудитель южной склероциальной гнили *S. rolfsii* поражает арахис, фасоль, томаты, табак, арбузы и многие других культурные и дикорастущие растения. У них заболевают корневая шейка, корни и нижняя часть стеблей, на которых появляется бурое, быстро разрастающееся пятно, кора стебля разрушается — растение гибнет. Склероции гриба вначале белые, затем темно-коричневые, размером 0,8—1,5 мм. Они прорастают в ми-

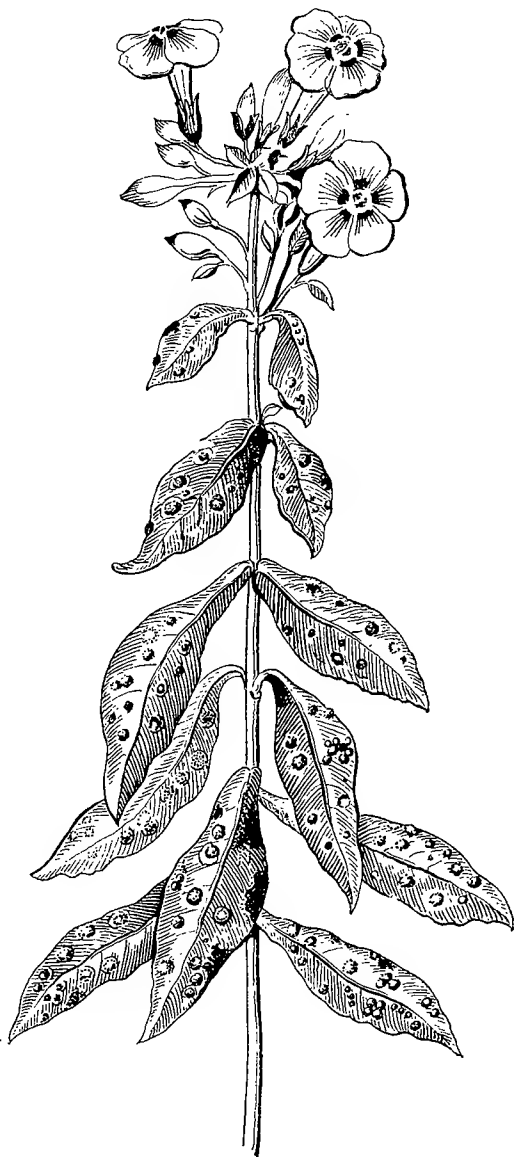


Рис. 286. Септориоз, или белая пятнистость, флокса (возбудитель — *Septoria phlogis*).

целий, заражающий растения. На развивающемся внутри больных растений и на их поверхности мицелии вновь образуются склероции, они зимуют и на следующий год служат источником заражения растений. За рубежом описана базидиальная стадия гриба, в СССР она не найдена.

В роде *ризоктония* (*Rhizoctonia*) наиболее известен многоядный гриб *ризоктония картофельная* (*R. solani*), поражающий многие культивируемые и дикорастущие растения. Гриб вызывает черную паршу картофеля, заболевание всходов сахарной свеклы, хлопчатника, томатов и других растений. На пораженных растениях развиваются мицелий, склероции. Всходы гибнут. Гриб может сохраняться в почве и на зараженных клубнях картофеля. Среди *R. solani* есть много форм, приуроченных к различным растениям или климатическим зонам. Иногда на пораженных растениях развивается базидиальное плодоношение гриба *Thanatephorus cucumeris*.

Известны грибы, у которых есть только мицелий. К ним относится гриб, живущий в семенах опьяняющего плевела. При прорастании таких семян грибница проникает в сеянцы и по мере их роста распространяется по всему растению, заселяя вновь образующиеся семена. Развитию растений грибница не мешает. Гриб, находящийся в семенах плевела, продуцирует токсин т е м у л и н, придающий семенам ядовитые свойства. Плевел часто засоряет посевы яровых хлебов, примесь его семян к зерну пшеницы или ржи придает ядовитые свойства муке и выпеченному из нее хлебу.

Стерильный мицелий, окрашивающий зерна пшеницы и ржи в розовый цвет, описан А. П. О р д и н ы м. Гриб проникает в зерно, когда оно находится еще в поле. Окраска зерна обусловлена пигментом, выделяемым бесцветным мицелием, находящимся в зерне. Отложение пигмента происходит на наружной оболочке мицелия в виде гранул от оранжевого до кирпично-красного цвета.

ПОЧВЕННЫЕ ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ

Важнейшие компоненты почвы — микроскопические растения и животные, обитающие в ней в огромном количестве и принимающие участие в ряде основных превращений веществ, которые совершаются в почве. Можно без преувеличения отметить, что большая часть почвообразовательных процессов, протекающих в природе, в значительной степени обусловлена жизнедеятельностью микроорганизмов, относимых к миру растений (бактерий, актиномицетов и грибов). В любой почве земного шара обитает масса этих микроорганизмов, в том числе и почвенные микроскопические грибы. В 1 г почвы насчитывают от нескольких тысяч до сотен тысяч зародышей грибов. Однако существующие в настоящее время методы

выявления микроорганизмов в почве еще недостаточно совершенны, и поэтому нет точного представления как в отношении абсолютного их числа, так и качественного разнообразия видового состава всех грибов, заселяющих различные почвы мира. Многочисленные микологические анализы разных типов почв показали, что группировки микроскопических грибов в них весьма различны (например почвы, насыщенные перегноем и более окультуренные, как правило, содержат весьма большое количество грибов, а почвы неудобренные или целинные менее богаты ими). Даже в одном и том же типе почвы появляются различные количества, а также и разные виды грибов, обусловленные тем, что пробы почв из разных географических зон отличались различной степенью окультуренности и содержания в них гумуса.

Не все грибы, обнаруженные в почве, являются типичными, подлинно почвенными видами. Типичные почвенные грибы приурочены к постоянному обитанию в почве. В процессе эволюции эти грибы адаптировались к условиям существования в почве за счет использования в ней сравнительно ограниченных источников энергии, в частности углеродных соединений.

Грибы выполняют в почве весьма разнообразные функции. Гетеротрофное питание грибов обуславливает их непосредственное участие в разложении растительных и животных остатков в почве, т. е. минерализацию разнообразных органических веществ. Грибы разрушают не только простые органические соединения, но и весьма сложные по химическому строению вещества, которые с трудом подвергаются распаду под воздействием других почвенных микроорганизмов (например, бактерий и актиномицетов).

Среди органических веществ, которые составляют основные ингредиенты растительных остатков, попавших в почву и могущих служить источниками энергии для грибов, известны крахмал, пектин, клетчатка и лигнин. Почвенные грибы вызывают трансформацию этих сложных органических соединений, в том числе еще ряда других подобных веществ (например, танин, кератин). Расщепление этих продуктов растительного происхождения грибами в почве, безусловно, имеет исключительное значение в общем круговороте веществ в природе. Почвенные грибы также активно участвуют в ферментативном гидролизе белков. У них очень широко распространена протеолитическая способность, обуславливающая интенсивное расщепление белков в почве с выделением аммиака в результате дезаминирования аминокислот. Многие почвенные грибы разрушают мочевины благодаря наличию у них фермента уреазы, а также аспарагин под воздействием фермента аспарагиназы. Органические соединения азота для большинства почвенных грибов оказываются прекрасными источниками азота.

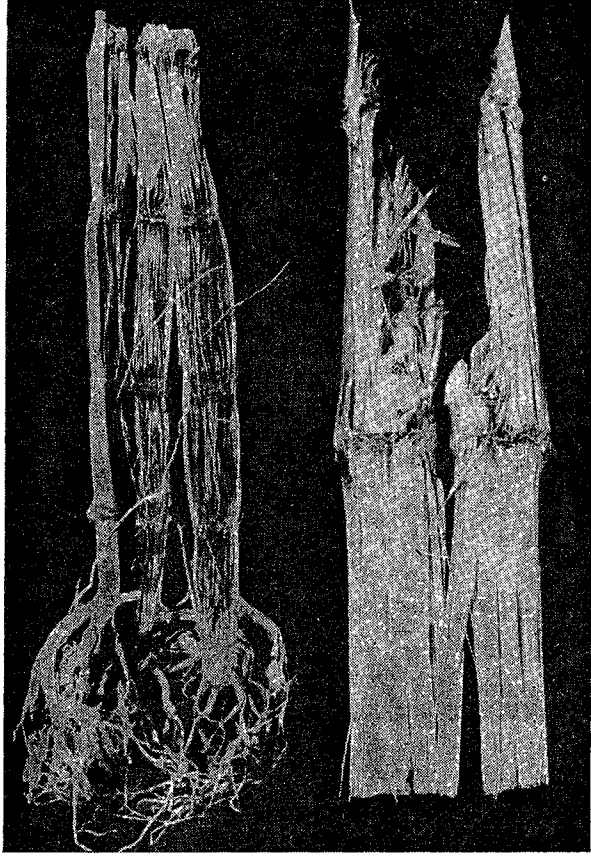


Рис. 287. Пепельная гниль растений (возбудитель — *Sclerotium bataticola*). Пораженные стебли кукурузы.

Наличие в среде аминокислот, пептонов и белков стимулирует развитие многих почвенных грибов. Они также хорошо усваивают в почве нитратный и аммиачный азот.

Несколько хуже изучена роль почвенных грибов в биогеохимических круговоротах элементов в природе. Однако хорошо известно, что они принимают активное участие в превращениях фосфора, серы, калия и многих других минеральных соединений в почвах. С этим связано участие грибов в почвообразовательном процессе в биосфере. Многие грибы во время своего развития выделяют активные органические кислоты (уксусную, лимонную, яблочную, фумаровую, итаконную, щавелевую и ряд других), которые способны растворять кристаллические решетки почвообразующих минералов, выщелачивать из них ионы металлов, делая их доступными для растений и микроорганизмов. Такие процессы получили название биологического выветривания пород и минералов. С ними непосредственно связано явление подзолообразования, очень характерное для лесных и лесостепных почв. Не ме-

нее велика роль грибов в формировании и минерализации почвенного перегноя (гумуса), от которого во многом зависит плодородие почв. Обрастая перегнойные соединения и обволакивая почвенные частицы мицелием, грибы принимают участие в оструктурировании почвы, что имеет исключительно большое значение в повышении ее плодородия.

Почвенные микроорганизмы, разрушая и перерабатывая сложные органические вещества, в том числе и перегнойные, переводят их в формы, доступные для питания высших растений. Некоторые продукты обмена веществ грибов также хорошо усваиваются растениями. Особо следует заметить, что в процессе жизнедеятельности почвенные грибы синтезируют различные витамины, регуляторы роста (ауксины, гиббереллины и др.), ферменты и другие физиологически активные вещества, стимулирующие физиологические процессы растений.

Помимо всего перечисленного, процесс разложения мицелия и спор отмерших грибов также создает в почве большой запас усвояемой формы пищи для высших растений. Надо иметь в виду, что число поколений грибов в почве и в зоне корней растений за вегетационный период сменяется от семи до десяти и иногда более раз, что способствует образованию значительных количеств их биомассы.

Среди почвенных грибов имеется большое число и таких, которые способны в процессе жизнедеятельности синтезировать весьма сложные органические соединения — антибиотики, оказывающие губительные воздействия на бактерии и другие микроорганизмы. Антибиотическая активность почвенных грибов представляет собой приспособление к условиям среды, обильно заселенной различными микроорганизмами, ведущими между собой и с другими грибами активную борьбу за существование. Например, ряд видов пенициллов образуют антибиотик пенициллин. Много продуцентов различных антибиотиков обнаружено среди аспергиллов, триходермы и гликладиума. Известны грибы, продуцирующие токсичные вещества и подавляющие рост высших растений, например, виды фузариев, аспергиллов, альтернаний, гельминтоспориев и некоторые другие.

Массовое развитие таких грибов в почвах может привести к угнетению роста и даже гибели растений. Это явление получило название токсикозов почв. Наиболее часто оно встречается в агроценозах при различных нарушениях обработки почв.

Так как ряд метаболитов грибов (особенно афлатоксины, патулин, рубротоксин и др.) токсичны не только для растений, но и для животных, то накопление их в растениях представляет серьезную опасность для теплокровных. Известны случаи массовых отравлений людей и животных при

употреблении пораженных растений в пищу (например, пастбищные и кормовые токсикозы скота и т. п.).

Химическими исследованиями раскрыта связь между структурой гумуса и строением ряда антибиотических веществ, образованных почвенными грибами. Антибиотические вещества грибного происхождения в большинстве случаев имеют циклическую структуру. В основу химической структуры гумуса входят циклические соединения типа хинонов. В более гумусных почвах преобладают грибы — продуценты антибиотиков с более сложной полициклической структурой. Почвы, в которых обнаружено большое количество грибов, продуцирующих антибиотики менее сложной структуры, содержат в гумусе повышенную концентрацию фульвокислот, и, наоборот, в почве, в которой обитает большое число грибов, синтезирующих антибиотики более сложного строения, наблюдают повышенное содержание в составе перегноя гуминовых кислот.

Почвенные грибы и высшие растения находятся в тесной взаимосвязи. Своеобразным и достаточно благоприятным местообитанием для многих почвенных микроскопических грибов является р и з о с ф е р а, т. е. слой почвы в 2—3 мм, непосредственно примыкающий к корням. Растение пропитывает ризосферный слой почвы своими корневыми выделениями, содержащими различные энергетические вещества, представляющие прекрасный питательный субстрат для развития грибов. Помимо этого, ризосферный слой почвы насыщается корневым опадом, который также хорошо ассимилируется почвенными грибами. Кроме этого, корни растений механическим путем изменяют и разрыхляют структуру почвы, улучшая ее аэрацию. Поэтому в ризосфере обильно развиваются все почвенные микроорганизмы, в том числе и грибы.

Количество грибов в ризосфере подчас во много раз превышает число грибов, обитающих в почве вне зоны корней.

В ризосфере растений развиваются группировки грибов, которые в той или иной степени по своей структуре видового состава специфичны. Видовой состав грибов, заселяющих ризосферу, отражает видовой состав микофлоры почвы, так как в ризосфере растений отбирается и формируется группировка микроскопических грибов главным образом из сообщества грибов почвы данной территории. Однако количественные соотношения между отдельными систематическими группами и видами грибов в ризосфере и в составе грибов, заселяющих почву вне корней, совершенно различны. Например, у большинства травянистых растений в ризосфере бывает усиленное размножение видов родов *альтернания* (*Alternaria*) и *фузарий* (*Fusarium*), а в почве, расположенной вне корневой зоны растения, их заметно меньше. Исследования ризосферы хлопчатника на юге Украины выяви-

ли значительное развитие гриба *фузария окситопорум* (*Fusarium oxysporum*) и *пенициллов* (*Penicillium*) из секции *lanata*. Эти грибы вне ризосферной почвы обнаруживают редко. В почвах Каменной степи в ризосфере травянистых растений из целлюлозоразрушающих грибов преимущественно развивается несовершенный гриб *фома Маршала* (*Phoma marchalii*), а в почве вне корней его не обнаруживают совсем или встречают редко.

В ризосфере отдельных растений выявляется приуроченность к ним некоторых видов грибов.

В черноземной Каменной степи в ризосфере подсолнечника в большом количестве выявлен гриб *пеницилл нигриканс* (*Penicillium nigricans*), а в ризосфере озимой пшеницы на этой же почве значительное развитие имел другой гриб — *пеницилл коримбиферум* (*Penicillium corymbiferum*). Подобные наблюдения свидетельствуют о специфичности видового состава грибов в ризосфере древесных растений.

Однако такая специфичность выявляется не всегда. У многих видов растений она отсутствует.

Почвенные гифомицеты находятся в сложных взаимоотношениях не только с высшими растениями, но и с почвенными бактериями и актиномицетами. Большая группа почвенных сапротрофных грибов в ризосфере растений способна ограничить развитие различных фитопатогенных микроорганизмов, в том числе паразитных грибов. Эти грибы используются в качестве биологических мер борьбы с возбудителями болезней сельскохозяйственных растений. Например, почвенный гриб *триходерма* (*Trichoderma*) успешно используется против фитопатогенного гриба *вертициллиум далие* (*Verticillium dahliae*) — возбудителя увядания (вилта) хлопчатника и других растений.

Механизмы подавления фитопатогенных грибов почвенными сапротрофами могут быть различными. Чаще всего они связаны с образованием антибиотиков или прямым паразитированием на фитопатогенах. Первая группа сапротрофов получила название грибов-антагонистов, вторая — гиперпаразитов. Те почвы, в которых по разным причинам подавлено развитие фитопатогенных грибов, в научной литературе получили название супрессивных (или фунгистатических) в отношении данных паразитов.

Многие грибы бывают симбионтами высших растений и образуют с их корнями микоризу. По данным И. А. Селыванова и других исследователей формирование микориз присуще практически всем древесным и кустарниковым растениям и подавляющему большинству травянистых растений. Без микориз многие растения вообще не способны развиваться или же развиваются плохо (например, древесные породы, тропические растения и т. п.). Микоризные грибы, вступая в симбиоз с растениями, обеспечивают

последних биологически активными соединениями (ростовыми веществами, витаминами и прочими), улучшают их минеральное питание (особенно фосфорное), защищают растения от болезней (выделяя антибиотики и формируя микоризные чехлы вокруг корней, состоящие из тесных сплетений гиф, которые мешают фитопатогенным организмам проникать в корни). Сами грибы получают от своих хозяев органические вещества (главным образом углеводы), которые используют для питания.

Большое влияние на развитие и продуктивность растений оказывают почвенные фитопатогенные грибы. В практике сельского и лесного хозяйства постоянно приходится защищать растения от различных корневых гнилей и сосудистых увяданий, вызываемых патогенными видами *вертициллов* (*Verticillium*), *фузариев* (*Fusarium*), *питиумов* (*Pythium*), *гельминтоспориев* (*Helminthosporium*), *ризоктоний* (*Rhizoctonia*), *фитофтор* (*Phytophthora*), *тилавииопсиса* (*Thielaviopsis*) и ряда других. Лесные и плодовые культуры часто поражаются корневой губкой (*Fomitopsis annosa*), осенним опенком (разные виды *Armillaria*) и некоторыми другими патогенами.

Таким образом, почвенные грибы оказывают большое влияние как на формирование растительных сообществ (особенно микоризные виды), так и на их продуктивность (патогены, сапротрофы, микопаразиты и другие).

В природе с почвами связано в той или иной мере от 30 до 50% видов известных в настоящее время грибов всех систематических групп, как микромицетов, существующих в виде микроскопически малых мицелиев, так и макромицетов, образующих крупные плодовые тела — аскомы или базидиомы. У макромицетов в почвах развиваются их вегетативные мицелии, формирующие крупные (до многих метров в размере) колонии (грибницы), которые функционируют в течение многих лет. Биомасса грибниц превосходит массу плодовых тел во много десятков раз.

Исследования последних лет (Л. Г. Бузова, Л. Л. Великанов, И. И. Сидорова) показали, что значительную часть вегетационного сезона в лесных почвах преобладает по биомассе мицелий базидиомицетов (микоризообразующих, подстилочных и гумусных сапротрофов), достигающий от 1 до 30 мг сухого вещества на 1 г почвы или подстилки, или 2—6 т/га. Масса базидиом этих же видов макромицетов колебалась от 15 до 100 кг/га за сезон. Биомасса других грибов и бактерий в лесных почвах в 2—10 раз меньше, чем базидиомицетов. В зонах интенсивного развития мицелиев базидиомицетов рост других грибов (несовершенных, аскомицетов, муконовых и пр.) был резко подавлен (в несколько раз). Наиболее заметно это явление проявлялось в период плодоношения макромицетов. Вблизи примордий и плодовых тел базидиомицетов посторонние мицелии

практически не обнаруживаются, при микроскопировании выявляются только покоящиеся споры других грибов. Биологический смысл ингибирования микромицетов в колониях и вблизи плодовых тел базидиомицетов состоит в защите «грибницы» и органов размножения от организмов, способных их повредить. Достигается это с помощью антибиотиков и токсинов, выделяемых базидиомицетами. Такие высокоактивные соединения известны у многих видов макромицетов. Напротив, развитие бактерий внутри колоний и вблизи базидио макромицетов во многих случаях заметно стимулируется. Причина этого пока не совсем ясна. Возможно, между колониями макромицетов и бактериями возникают определенные взаимовыгодные отношения (типа протокооперации), при которых бактерии получают от макромицетов защиту от конкурентов (микромицетов) и питание (часть продуктов гидролиза растительных остатков), а базидиомицеты используют отмирающие клетки бактерий и продукты их жизнедеятельности в качестве дополнительных источников азота.

Таким образом, макромицеты совместно с высшими растениями влияют на характер развития и активность микромицетов и других микроорганизмов, т. е. являются доминантами и эдификаторами в составе микробных группировок в лесных почвах.

Анализ сезонных сукцессий грибов в лесных почвах показал (Л. Л. Великанов, И. И. Сидорова), что их развитие происходит по принципу последовательно сменяющихся популяционных волн. Уже при таянии снега в стекающих водах обнаруживаются в массе клетки дрожжей, споры водно-воздушных гифомицетов (см. с. 400) и конидии фузариев (*Fusarium*). Они формируют ранне-весенний аспект почвенной микофлоры.

На проталинах и сразу же после схода снега происходит массовое развитие муковых грибов (*Mucor hiemalis*, *M. pusillus*), образующих хорошо видимый плотный паутинистый мицелий на поверхности почвы. Вместе с ними на почве появляются крупные беловато-розовые колонии фузариев (*Fusarium*), которые быстро разрушают прошлогодние травянистые остатки.

При появлении молодой травы и с началом активности корней деревьев начинается активное развитие почвенных несовершенных грибов (*Penicillium*, *Aspergillus*, *Acremonium*, *Trichoderma* и др.), а на прошлогоднем опаде легко обнаруживаются плодоношения аскомицетов и пикнидиальных грибов.

С середины мая в средней полосе в почвах начинает быстро увеличиваться количество мицелия базидиомицетов и появляются их первые плодовые тела. При этом биомасса мицелия базидиомицетов начинает превышать другие мицелии.

В середине лета (теплый и сухой период) активность грибов заметно снижается. Наиболее полно

она проявляется лишь у несовершенных грибов в ризосфере растений и у микоризных грибов. В это время в почвах можно наблюдать развитие пигментированных мицелиев (*Dematiaceae*).

Со второй половины лета и до осеннего листопада в почвах доминируют мицелии базидиомицетов, достигая максимума в сентябре. В это время грибницы макромицетов можно легко наблюдать визуально, приподнимая лесную подстилку. Мицелий хорошо заметен в виде белесой паутинистой массы, пронизывающей нижние слои подстилки и верхние горизонты почвы. Во многих местах мицелий базидиомицетов формирует хорошо заметные пленки прямо на поверхности почвы (чаще всего это бывают кортициевые грибы).

После листопада падает активность ризосферных и микоризных грибов (они переходят в покоящееся состояние) и нарастает деятельность подстилочных сапротрофов (базидиомицетов, аскомицетов, несовершенных грибов). Поздней осенью сохраняется рост лишь некоторых психрофильных видов микромицетов и базидиомицетов. В период осенних дождей в подстилках и почвах вновь появляются большие количества дрожжей, водно-воздушных гифомицетов, фузариев и кортициевых грибов.

Почвенные микроскопические грибы в большинстве являются строгими аэробами, т. е. для нормального развития нуждаются в свободном доступе воздуха. По этой причине грибы заселяют главным образом поверхностные слои почвы. В нижерасположенных слоях почвы число грибов обычно невелико. Однако снижение количества грибов в более глубоких слоях почвы обусловлено не только недостаточностью аэрации, но и низким содержанием в них органических веществ.

Характерно пространственное распределение разных групп грибов в профиле почвы. Микромицеты (несовершенные грибы, дрожжи, муковые грибы, аскомицеты) развиваются главным образом в верхних слоях лесных подстилок — в *L* и *F*. Именно здесь выявляются их наибольшие количества. Мицелии базидиомицетов наиболее обильны в нижних слоях подстилок (*F* и *H*) и в верхних горизонтах почв (*A*₁). Ниже их количество быстро убывает. В более глубоких горизонтах (*A*₂ и *B*) развиваются олиготрофные виды грибов, такие, как *Mucor ramannianus*, *Chrysosporium*, *Mortierella*, *Penicillium brevi-compactum* и некоторые другие. Установлено также (Т. Г. М и р ч и н к), что с увеличением глубины почвенного профиля быстро уменьшается количество мицелия и возрастает относительное содержание спор, биомасса которых начинает значительно превышать массу мицелия.

Несомненно, распространение различных групп почвенных грибов в значительной степени обусловлено их физиолого-биохимическими особенностями. Так, муковые грибы в качестве азотного питания используют органический, а не ми-

неральный азот. Поэтому эти грибы обильно размножаются на свежих растительных и других остатках, богатых органическим азотом и простыми углеводами. Что касается крахмала и клетчатки, то они как источники углеродного питания очень плохо усваиваются муковыми грибами. Сумчатые грибы из рода *хетомииум* (*Chaetomium*), наоборот, способны хорошо и энергично усваивать клетчатку. Пенициллы усваивают не только моно- и дисахариды, но и крахмал, а некоторые из них и клетчатку. Аспергиллы, помимо простых источников углерода, ассимилируют и сложные ароматические, в частности непищевые, углеводородные соединения, как, например, некоторые продукты перегонки нефти. Базидиомицеты, особенно подстилочные и гумусовые сапротрофы, являются в природе основными деструкторами сложных растительных полимеров — клетчатки и лигнина, вызывая их минерализацию и переводя в простые органические соединения, доступные микромицетам и бактериям.

На расселение грибов в почве оказывают большое влияние такие факторы, как физические свойства и химический состав почвы, в особенности степень насыщенности почвы органическими веществами, активная кислотность почвы (рН), температура, влажность, обеспеченность кислородом воздуха и, наконец, произрастающие высшие растения в виде целостного фитоценоза, т. е. растительного покрова почвы.

Проведенные наблюдения в разные годы и в разных районах страны показали, что численный состав грибов в одной и той же почве существенно меняется в течение года и в значительной мере зависит от степени увлажнения и температуры почвы. Например, в дерново-подзолистых почвах Кировской области при теплой и влажной погоде летом наибольшее количество грибов наблюдается в августе; в черноземной почве Каменной степи максимальное количество их наблюдается весной, когда почва хорошо увлажнена и стоит теплая погода.

Наибольшее количество видов, обитающих в различных почвах, относится к классу несовершенных грибов. Эти грибы наиболее легко выделяются из почвы в культуры, выращиваемые на искусственных питательных средах в лабораторных условиях.

Именно поэтому несовершенные грибы изучены лучше, чем другие группы почвенных грибов и их используют в качестве индикаторных видов (или комплексов видов) для характеристики различных почв или оценки антропогенных влияний на почвенные экосистемы.

Большое число работ выполнено по выяснению географического распространения почвенных гифомицетов.

В северной зоне, в частности в почвах тундры, наиболее крупная группировка микроскопических грибов принадлежит пенициллам. Эти поч-

вы также обильно заселены дрожжевыми и дрожжеподобными организмами. В северных почвах, в том числе почвах тундры, медленно протекают минерализационные процессы, и поэтому почвы насыщаются слабо разложившимися растительными остатками. Именно в таких почвах и развиваются дрожжевые организмы. В почвах тундры почти отсутствуют аспергиллы, редко встречаются грибы родов *фузарий* (*Fusarium*) и *триходерма* (*Trichoderma*).

Исключительно высокая численность микроскопических грибов обнаружена в почвах тайги. Условия для размножения грибов здесь намного лучше, чем в почвах тундры. Органических веществ, поступающих в почву тайги, значительно больше, чем в почвах тундры; температурные условия также более благоприятны для развития грибов. В этих почвах количество пенициллов в процентном отношении примерно такое же, как и в почвах тундры. Из грибов других родов там много видов рода *триходерма*, которые обильно размножаются в почвах с высоким содержанием органических веществ.

Почвы лесолуговой зоны (подзолы и дерново-подзолистые) так же, как и все почвы Севера, содержат большое количество гифомицетов.

В степной зоне и в черноземных целинных почвах число грибов примерно такое же, как и в северных лесных почвах. Количество пенициллов несколько более 50%, но заметно увеличивается число аспергиллов и фузариев. Дрожжевые организмы встречаются в этих почвах в незначительном количестве. Далее к югу в каштановых почвах число аспергиллов и фузариев все более и более увеличивается. Что касается общего количества грибов в этих почвах, оно гораздо меньше, чем в почвах Севера.

В зоне пустынных степей в сероземных почвах количество аспергиллов все более возрастает. Эти почвы также обильно заселены фузариями. Желтоземы, расположенные в субтропической зоне, особенно богаты грибами, в них так же, как и в других почвах южной зоны, обильно представлены аспергиллы и фузарии.

В почвах субтропиков обнаружено значительное расселение грибов рода *триходерма*. В южной зоне на солонцах, солончаках и takyрах растительность скудная, так как условия для жизни растений там исключительно суровые. В этих почвах, как и в других почвах зоны, также обнаружены главным образом аспергиллы. Из пенициллов выявлены виды, принадлежащие главным образом к одной секции *моновентициллята* (*Monovorticillata*). В солонцах и takyрах до 80—90% видов пенициллов относятся к этой секции. Флора почвенных грибов takyров и takyровидных почв представлена главным образом темнопигментированными гифенными грибами. На takyрах, расположенных вблизи Копетдага (Туркмения), из темнопигментированных грибов пред-

ставители родов *стемфиллий* (Stemphylium) и *макроспориий* (Macrosporium) составляют 70—75% всех грибов, обнаруженных в этих почвах. В них обильно размножаются пенициллы и слабо развиваются аспергиллы и фузарии. Однако окультуривание подзолов и дерново-подзолистых почв приводит к некоторому обогащению их грибами рода фузариий. В этих почвах обычно встречаются грибы родов триходерма и мукор.

В лесостепной зоне в серых лесных почвах также преобладают пенициллы, а аспергиллы, как и дрожжи, встречаются редко. Мукоровые грибы и триходермы присутствуют примерно в таких же количествах, что и в почвах лесолуговой зоны. Фузариив обычно мало в серых лесных почвах, но в почве, занятой травянистыми растениями, грибы этого рода встречаются обильно.

Все приведенные примеры достаточно подробно иллюстрируют общие закономерности распределения различных групп почвенных гиомицетов, которые в основном определяются экологическими и географическими факторами окружающей среды и физиологическими особенностями самих грибов. Влияние эколого-географических факторов наглядно выявляется при сравнительном анализе структуры видового состава грибной флоры различных типов почв из разных географических зон. В каждой почвенной климатической зоне существующие группировки почвенных микромицетов характеризуются довольно специфическим видовым составом и количественными соотношениями между различными систематическими группировками грибов. Влияние растительного покрова также сказывается на видовом составе почвенных гиомицетов, в особенности на формировании комплексов грибов ризосферы высших растений, но их видовой состав в основном отражает состав гиомицетов, заселяющих почвы данной географической зоны. Наконец, выявилась замена одних видов грибов другими в почвах, находящихся на разных стадиях почвообразовательного процесса, и наличие определенных доминирующих видов грибов в каждом типе почв.

ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ-САПРОТРОФЫ НА ДРЕВЕСИНЕ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКАХ

Жизнь каждого растения, как и животного, имеет начало и конец. В любом лесу наряду с живыми деревьями, кустарниками, травами есть бурелом, валежник, отломившиеся и упавшие на землю сучья и ветви. Везде бывает более или менее мощный слой подстилки, состоящей главным образом из опавших листьев, хвои и т. п. В полях, на лугах, в садах после периода вегетации растений также накапливается много растительных остатков. Вся эта масса органического вещества разлагается в основном под воздействием грибов, превращаясь в более простые соединения, а затем в почву. Таким образом грибы выполняют важ-

ную функцию в общем круговороте веществ в природе. Основная роль при этом принадлежит высшим базидиальным и сумчатым грибам. Но некоторые несовершенные грибы также принимают в этом участие.

Биологическое разложение древесины или других растительных остатков представляет собой очень сложный процесс, осуществляемый на разных этапах разными организмами и зависящий от особенностей разлагающегося субстрата и от тех условий, в которых он протекает. На основании оригинальных исследований В. Я. Ч а с т у х и н а и последующих работ отечественных и зарубежных ученых можно представить себе, что разложение древесных остатков в лесу происходит по следующей схеме.

На свежееупавшем дереве прежде всего поселяются типичные деревоокрашивающие грибы, использующие главным образом содержимое клеток. Таковы грибы из родов кладоспориий, альтернария и некоторые другие, вызывающие появление на древесине серовато-синих, коричневых и черных окрасок; фузариий, пеницилл окрашивают древесину в розовый или желтый цвет, и т. д. Эти грибы развиваются в паренхимных клетках заболони за счет содержимого клеток и почти не разрушают клеточные стенки. Поэтому древесина на этой стадии, по существу, не изменяет свою структуру и физические свойства.

Вслед за этими грибами в древесину проникает мицелий базидиальных грибов. Его сопровождают так называемые грибы-спутники (пенициллы), которые могут питаться содержимым клеток и использовать промежуточные продукты, образующиеся при разрушении древесины (лигно-целлюлозного комплекса) базидиальными грибами. Грибы-спутники — активные кислотообразователи, содействующие подкислению среды. Это обеспечивает определенные экологические условия, при которых в древесине еще более пышно развивается мицелий основных дереворазрушителей — базидиальных и несовершенных грибов, способных разлагать клетчатку, т. е. видов родов триходерма, стахиботрис и др., а также некоторых сумчатых грибов. По мере разрушения клеточных стенок и истощения целлюлозы мицелий базидиальных грибов постепенно отмирает, частично разлагается с выделением аммиака, и среда подщелачивается. Пенициллы исчезают, и появляются новые формы грибов, например виды родов гаплографиум, споротрихум и другие, при одновременном, более сильном развитии грибов, участвующих в предыдущих стадиях разложения (видов рода триходерма), способных к энергичному расщеплению клетчатки и белков, сильных аммонификаторов. На этой последней стадии разрушения колода теряет свою форму, покрывается мхами и другими растениями, а от древесины остается темная труха. Распад завершается появлением различных шляпочных грибов.

В зависимости от типа леса, породы дерева и других условий состав видов и родов грибов на разных стадиях разложения древесины может несколько варьировать. Например, при разложении сосновой и еловой древесины развиваются разные виды пенициллов. Кроме того, в процессе разложения еловой древесины принимает участие большее количество видов этого рода и т. п.

Сходная картина, т. е. смена видов грибов, наблюдается при разрушении пиломатериалов и другой, так называемой деловой древесины.

Смена одних видов грибов другими имеет место и при разрушении лесных подстилок. Разным стадиям разложения подстилки соответствуют определенные комплексы грибов. В поверхностном слое присутствуют виды родов альтернария, кладоспориий, сферопсидные и другие грибы, представляющие собой несовершенные стадии сумчатых грибов. Они попадают в подстилку с растительными остатками (хвоей, листьями). Во втором слое, наиболее биогенном и активном, помимо основных разрушителей опада (сумчатых и базидиальных грибов), есть многочисленные несовершенные грибы — пенициллы, триходермы, аспергиллы и др.

Определенный состав несовершенных грибов характерен для разложения растительных остатков в полях или степях.

В последние годы установлено, что группа деревоокрашивающих грибов неоднородна по своему влиянию на древесину. Некоторые из них почти не изменяют ее свойства, другие могут сильно увеличивать водопоглощение, сопротивление ударному изгибу и даже существенно снижать прочность древесины. Есть среди них такие, которые способны переходить к разрушению клеточных стенок, по-видимому, после того, как будут использованы легкоусвояемые вещества содержимого клеток.

Такие изменения, как увеличение водопоглощения, образование отверстий в поперечных стенках клеток паренхимы, способствуют развитию в древесине мицелия базидиальных грибов — основных дереворазрушителей.

У представителей многих родов несовершенных грибов (*Myrothecium verrucaria*, *Trichoderma viride*, *T. koningii*, *Stysanus stemonites*, некоторые виды пенициллов) экспериментально установлена способность продуцировать целлюлозолитические ферменты. Это позволяет использовать их в целлюлозно-бумажной промышленности для получения определенных сортов бумаги и картона из древесных отходов.

ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ

В отличие от узкоспециализированных грибов из зигомицетов, в частности энтомофторовых грибов, большинство гиофальных энтомопатогенных грибов отличается широкой специализацией. Это

означает, что они не требуют специфических питательных веществ и могут расти и развиваться на разных субстратах животного и растительного происхождения.

Наиболее распространенные паразиты насекомых — это возбудители м у с к а р д и н ы (от французского слова, означающего «засахаренный фрукт»).

Итальянец А. Басси в 1835 г. впервые описал гриб из рода *боверия* (*Beauveria*) — *боверию бассиана* (*B. bassiana*) на гусеницах тутового шелкопряда. Пораженные гусеницы были сморщенными и сухими, покрыты белым налетом спор, что делало их похожими на засахаренные фрукты, отчего эта болезнь и получила название белой мускардины. Басси доказал грибное происхождение болезни и ее способность передаваться от одних особей другим. Позже было обнаружено, что, кроме такого полезного насекомого, как тутовый шелкопряд, гриб белой мускардины был найден на многих видах вредных насекомых, таких, как колорадский жук, картофельная коровка, луговой и кукурузный мотылек, вредная черепашка и др.

По своему географическому распространению он может быть отнесен к космополитам. Считают, что этот гриб находится всюду, где есть насекомые и где обеспечиваются условия температуры и влажности для их существования. Гриб *Beauveria bassiana* поражает более 175 видов насекомых только в Северной Америке. В СССР гриб поражает насекомых более 60 видов. Этот гриб может сохраняться в природе в отсутствие основного на дополнительных хозяевах. Отмечено сохранение мицелия со спорами на растительных остатках. Кроме того, широкое распространение гриба обеспечивается переносом мицелия и спор живыми насекомыми и клещами, иммунными к нему.

Интересное наблюдение сделано М. В. Суздалской о переносе этого гриба живыми личинками златоглазки (*Chrysopa ventralis*). Личинкам этого вида свойственно делать чехлик на спинной поверхности. Замечено, что личинки отрывают челюстями куски мицелия со спорами *B. bassiana* от трупов насекомых и накладывают их себе на спину наподобие белой шубки. После линьки личинок грибной чехлик возобновляется.

При движении личинки златоглазки рассеивают споры гриба, заражая восприимчивых насекомых. Личинки в большом количестве ползают по деревьям, лесной подстилке, хорошо заметные невооруженным глазом благодаря белому пушистому чехлику.

Другой гриб — *боверия тонкая* (*B. tenella*) — поражает преимущественно жуков (западный и восточный майские хрущи, картофельная коровка). Он несколько хуже растет на питательных средах, требуя добавки витаминов. От первого вида *B. tenella* отличается более пушистым мице-

лием и удлинённой формой конидий (у *B. bassiana* они в массе шаровидные). Интересно, что *B. bassiana* и некоторые другие гифальные грибы становятся жертвами паразитизма сумчатых грибов. Так, *B. bassiana* в естественных условиях поражается сумчатым грибом *Melanospora parasitica*.

Среди энтомопатогенных грибов этого порядка большой интерес представляет возбудитель зелёной мускардины — гриб *метаризиум* (*Metarrhizium anisopliae*), впервые найденный и описанный в качестве паразита хлебного жука И. И. Мечниковым. Можно с полным правом считать, что открытие этого гриба и последующие опыты его массового размножения и заражения хлебного жука и свекловичного долгоносика, проведенные совместно с И. Краси́льщи́ком, положили начало исследованиям по микробиологическому методу борьбы с вредными насекомыми во всем мире.

Возбудитель зелёной мускардины поражает более 70 видов насекомых, из которых 34 вида относятся к жукам и только 5 — к чешуекрылым. *M. anisopliae* выделяет токсины, которые обладают специфическим действием в отношении насекомых. Два токсина этого гриба, называемые деструксинами А и В, тщательно изучены японскими учеными. Установлен их химический состав. Недавно было сообщено американскими авторами, что эти токсины при внесении их в водоемы способны убивать кровососущих комаров.

Из грибов, имеющих большое значение в ограничении численности вредителей citrusовых, главным образом кокцид, следует назвать грибы рода *вертициллиум* (*Verticillium*). Гриб *Verticillium lecanii* широко распространен в нашей стране в субтропических районах, а также на Сахалине на многих видах ложнощитовок, преимущественно подсемейства *Lecaninae*. Этот гриб покрывает белым или желтовато-белым налетом тело мягких щитовок и выступает в виде белого ореола вокруг тела щитовок с плотным щитком.

Опыты, проведенные в довоенный период в Аджарии по борьбе с ложнощитовками на citrusовых, показали, что *V. lecanii* — эффективное средство борьбы с этими вредителями.

Особую группу патогенов насекомых составляют грибы рода *аспергилл* (*Aspergillus*), вызывающие аспергиллезы. Эти грибы — в основном типичные сапротрофы. Они в определенных условиях способны развиваться и плодоносить в тканях живых насекомых, выделять токсины, вызывая их гибель.

В опытах с использованием 20 видов рода *Aspergillus* с инъекцией в полость тела куколок павлиноглазки (*Platysamia cecropia*) по 0,05 мл густой суспензии спор *A. flavus-oryzae*, *A. niger*, *A. fumigatus*, *A. tamarii* и *A. flavipes*. Эти грибы поражают представителей 7 отрядов насекомых: Номо-

ptera, Orthoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Isoptera, Thysanura. Кроме того, поражались клещи. Жуки оказались устойчивее. Наиболее часто отмечается аспергиллез саранчовых (рис. 288), в частности пустынной и азиатской саранчи. В качестве новых хозяев для аспергиллов в лабораторных условиях отмечены термиты (*Reticulitermes virginicus*) и постельный клоп (*Cimex lectularius*).

Грибы проникают в тело насекомых через покровы, используя для этого свое «оружие» в виде ферментов, выделяющихся при прорастании спор. Из ферментов наибольшее значение имеют хитиназа, протеаза, липаза. Кроме того, в этом процессе помогает механическое давление, образующееся при росте ростковой трубки. Более специализированные паразитные грибы образуют особые булавовидные утолщения, называемые аппрессориями, через которые проникают внутрь кутикулы насекомого-хозяина. Полусапротрофные грибы-аспергиллы таких утолщений не образуют. Это дает основание предположить, что они проникают в организм насекомого через дыхальца, что подтверждено экспериментально. Таким образом, механизм проникновения грибов через покровы насекомых различен и зависит от степени специализации паразита. На модели из пластинок парафинированного воска различной твердости и толщины показано, что гифы гриба *Paecilomyces farinosus* могут проникать через пластинки из воска с точкой плавления 45 °С при толщине их от 5 до 30 мкм, тогда как воск с точкой плавления 54 °С гифы гриба проникают в том случае, если пластинки толщиной не более 15 мкм, а через воск с точкой плавления 58 °С гифы совсем не прорастают. При этом во всех случаях, где были обнаружены гифы, они выходили из аппрессориев на верхней поверхности восковой пластинки, не проникая через нее. Это показывает, что относительно специализированные грибные паразиты типа мускардинных грибов могут проникать через восковой слой кутикулы, если он не содержит ингибирующих веществ.

Проникнув внутрь тела животного, патогенные грибы сравнительно скоро (через 32—48 ч) заполняют полость тела одноклеточными фрагментами мицелия (гифенные тела, бластоспоры), свободноплавающими в гемолимфе и размножающимися делением и почкованием. Считают, что губительное действие грибов на насекомых заключается главным образом в блокировании циркуляции гемолимфы, которое ведет к последующему разрушению тканей тела.

Летальное действие грибов на насекомых также объясняют действием токсинов.

Способность мускардинных грибов расти в сапротрофных условиях позволяет выращивать их на доступных питательных средах разного состава. Успешно размножались в значительных коли-

чествах грибы *Beauveria bassiana*, *Metarrhizium anisopliae*, *Verticillium lecanii*, выращенные на ломтиках картофеля, на пивном сусле. Эти грибы использовались в полевых условиях для борьбы с вредителями растений путем опрыскивания споровой суспензией и опыливания чистыми спорами.

Наибольшую известность получил разработанный в 60-х гг. Украинским институтом защиты растений препарат *б о в е р и н* на основе гриба *Beauveria bassiana*. Пока он рекомендован в сочетании с сублетальными дозами ядов для борьбы с колорадским жуком. Однако испытывался этот препарат на широком круге вредителей, многие из которых оказались высоковосприимчивыми к этому грибу.

Среди гифомицетов известны энтомопатогенные грибы родов *Hirsutella*, *Hymenostilbe*, *Synnematium*. Кроме насекомых, они поражают пауков и клещей. Эти грибы характеризуются образованием на пораженных насекомых длинных выростов — *к о р е м и й*, представляющих собой сросшиеся конидиеносцы. Коремии в виде цилиндра или булавы выходят из различных участков тела хозяев — из сочленений ног, кончика брюшка; иногда они рассеяны вдоль тела в виде маленьких бугорков (рис. 289). Мицелий поверхностный или внутрисубстратный, бесцветный или темноокрашенный. Конидии возникают на верхушке коремий, где свободные концы конидиеносцев, обособляясь друг от друга, образуют своеобразную головку коремий. Конидии одноклеточные, бесцветные, одиночные, веретеновидные, изогнутые, цилиндрические, узкоовальные.

Род *гирзутелла* (*Hirsutella*) включает 15 видов грибов — паразитов насекомых и клещей. Эти грибы раньше относили к классу базидиальных. Во Флориде многие грибы рода *гирзутелла* связаны со щитовками подсемейства диаспидиновых (*Diaspidinae*), другие паразитируют на ржавом клещике (*Phyllocoptruta oleivora*).

Некоторые грибы родов *гименостильбе* (*Hymenostilbe*) и *гирзутелла* (*Hirsutella*) являются конидиальной стадией сумчатых грибов, в частности рода *кордицепс* (*Cordyceps*). Например, гриб *Hymenostilbe lecanicola* — конидиальная стадия гриба *Cordyceps clavulata*, паразитирующего на ореховой ложнощитовке.

Грибы этих двух родов описаны на членистоногих в Великобритании и США. В Советском Союзе Э. З. Коваль нашла несколько видов *гименостильбе* и *гирзутеллы* (*Hirsutella neovolkiana*) в Приморском крае. Несколько неопределенных видов этого семейства отмечено в Сахалинской области.

Грибы рода *гирзутелла* привлекают внимание ученых высокой биологической активностью. Они выделяют в среду продукты метаболизма, относящиеся преимущественно к полисахаридам.

В последнее время в Канаде проведены удачные опыты по глубинному культивированию грибов

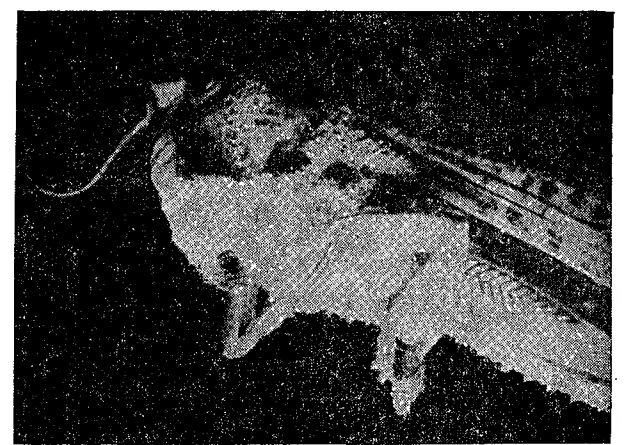


Рис. 288. Поражение саранчи аспергиллезом.

Hirsutella gigantea и *H. thompsonii* в средах, содержащих глюкозу, дрожжевой экстракт и минеральные соли.

Интересные виды энтомопатогенных грибов известны в порядке сферопсидных.

Гриб *Coniothyrium piricolum* широко распространен в качестве паразита калифорнийской щит-

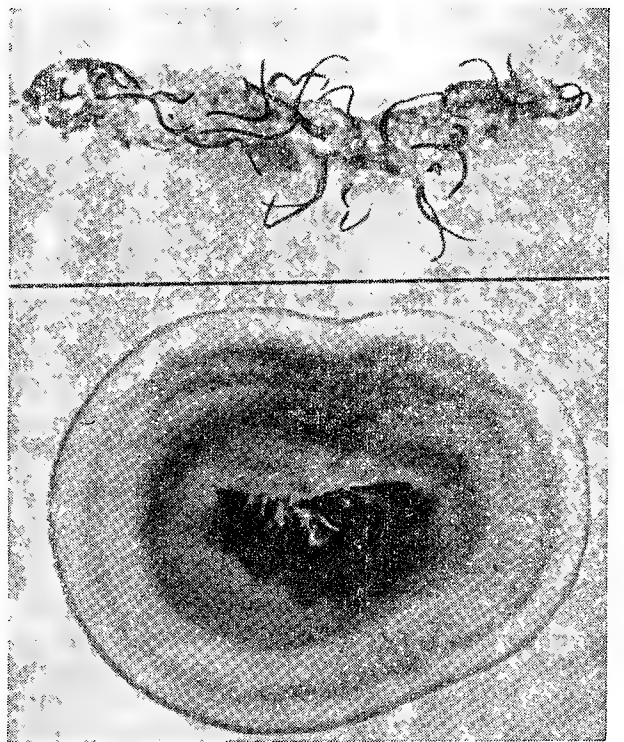


Рис. 289. Коремии гирзутеллы гигантской (*Hirsutella gigantea*) на гусенице хвоевертки (вверху) и рост колонии этого гриба вокруг пораженной куколки насекомого.

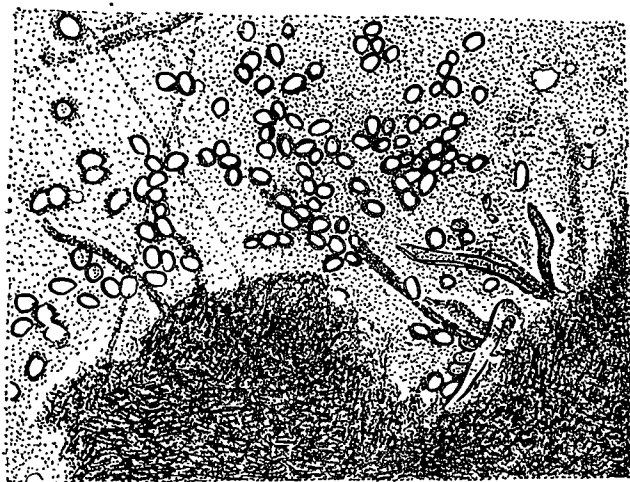


Рис. 290. Пикнида гриба *Coniothyrium piricolum* с выходящими из нее конидиями на калифорнийской щитовке.

товки. Он впервые был отмечен в нашей стране (Закарпатье, Краснодарский и Ставропольский края, Молдавия, Карачаево-Черкесская АО), позже выявлен в Кореической народно-демократической республике. Пораженные этим грибом щитовки мумифицируются и покрываются пикнидами (по 4—6 на щитовке), выступающими по краю тела щитовки в виде темных лукович. В воде пикниды лопаются, и из устьиц выходят конидии (рис. 290).

Гриб хорошо растет в культуре, образуя сажистый налет с обильным образованием пикнид. В 1962 г. начаты испытания препарата из гриба рода *кониотирий* (*Coniothyrium*) в садах для борьбы с калифорнийской щитовкой. Наилучший результат получен от применения этого препарата в сочетании с 1%-ным препаратом «ЗО». Гибель щитовки составила 50,8% по сравнению с необработанным контролем, где отмечено только 15% погибших вредителей. Установлена возможность накопления гриба на участке после обработки.

Большой интерес представляет гриб рода *ашерсония* (*Aschersonia*). Он является конидиальной стадией сумчатого гриба рода *гипокрелла* (*Hypocrella*). Общее число видов этого рода превышает 60.

В нашей стране ашерсония не найдена. Для разработки биологического метода борьбы с цитрусовой белокрылкой, которую она поражает в других странах, в Советский Союз были завезены грибы с острова Тринидад, из Китая, Вьетнама и Кубы. Опыты, проведенные с грибами рода ашерсония в нашей стране, показали перспективность использования в биологической борьбе паразитов насекомых путем их интродукции в очаги завезенных вредителей, не имеющих врагов в новых для них районах. Так, внесенные впервые вслед за быстро размножившейся белокрылкой

грибы рода *Aschersonia* (*A. placenta*, *A. aleurodis*, *A. confluens*, *A. flava*) распространились по цитрусовым плантациям и поразили большое количество вредителя. Гибель личинок вредителя после опрыскивания растений грибной суспензией в благоприятных условиях достигла 80%.

МИКОФИЛЬНЫЕ ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ

Микофильные грибы, обитающие на других грибах, — обширная экологическая группа, включающая не менее 2000 видов. В нее входят представители всех классов грибов, однако наиболее широко микофилы представлены в таких группах, как некоторые хитридиомицеты (с. 23), семейства пиптоцефаловых и димаргарисовых из порядка муконовых (класс зигомицеты, с. 64), порядок гипокрейнных из класса аскомицетов (с. 150) и др. Большое число микофилов относится и к классу дейтеромицетов.

Микофильные дейтеромицеты широко распространены в разных климатических зонах земного шара. Многие виды из этой группы — космополиты, например хорошо известный паразит на ржавчинных грибах *дарлюка нитчатая* (*Darlusia filum*). Другие обитают в умеренной зоне обоих полушарий. Особенно богато и разнообразно представлена эта экологическая группа грибов в тропиках, в условиях теплого и влажного климата.

Дейтеромицеты-микофилы встречаются на грибах из различных таксономических и экологических групп. Их можно легко обнаружить на крупных плодовых телах базидиомицетов и аскомицетов, на склероциях и стромах различных грибов, на многих грибах — паразитах растений (ржавчинных, мучнисторосяных, головневых и др.). Многие грибы, обитающие в почве, например виды из рода триходерма, *ризоктония картофельная* (*Rhizoctonia solani*), некоторые пенициллы, способны паразитировать на других почвенных грибах. В этом отношении они сходны с хищными грибами. Развиваясь сапротрофно в почве или на растительных остатках, микофилы получают дополнительное питание (особенно соединения азота, дефицитные в почве) из мицелия других грибов.

По характеру взаимоотношений с грибами-хозяевами группа микофильных дейтеромицетов очень разнородна. В нее входят как паразиты, так и сапротрофы с различной степенью специализации в отношении к субстрату. Среди последних известны как виды, встречающиеся исключительно или преимущественно на грибах, так и сапротрофы, обитающие в почве, на растительных остатках, но при определенных условиях способные развиваться и на грибах, большей частью на старых и разрушающихся плодовых телах макромицетов и спороношениях фитопатогенных грибов. Такие микофилы довольно часто встречаются в природе. На старых, высохших шля-

почных грибах часто можно заметить оливковый или черновато-зеленый бархатистый налет, образованный конидиями и конидиями различных грибов из рода кладоспорий. Некоторые пенициллы, например *пеницилл Тома* (*Penicillium thomii*), также часто встречаются на плодовых телах гименомицетов, образуя на них зеленовато-голубой порошистый налет. На старых эцидиях и уредопустулах многих ржавчинных грибов часто встречается темный налет мицелия и спороношений сапротрофных видов из родов альтернария, кладоспорий и др.

Микофильные грибы, паразитирующие на других грибах, называют микопаразитами. Для микопаразитов же, обитающих на фитопатогенных грибах, часто используют название сверхпаразиты или гиперпаразиты. Микопаразитизм у дейтеромицетов известен давно. Однако интенсивное изучение этой экологической группы грибов было начато только в 30-х гг. нашего века. Повышенный интерес к микопаразитам, особенно в последние годы, объясняется несколькими причинами. Представители этой группы — естественные враги многих фитопатогенных грибов, например ржавчинных и мучнисторосяных. Разработка биологических методов борьбы с болезнями растений при помощи гиперпаразитов требует их широких флористических исследований, выяснения их роли в биоценозах, в регуляции численности популяции фитопатогенных грибов. Изучение многих микопаразитов показало, что система микопаразит-хозяин — очень удобная модель для исследования основных принципов паразитизма у грибов. Они быстро растут в культуре, их легко выращивать в строго контролируемых условиях. Наконец, некоторые микопаразиты образуют антибиотики, подавляющие развитие грибов, а также ферменты, разрушающие их клеточные стенки (хитиназа, глюканаза). Один из антибиотиков микопаразитов — трихотецин — уже производит промышленность, и его применяют в растениеводстве и животноводстве для борьбы с болезнями, вызываемыми грибами. Ферменты микопаразитов в будущем смогут найти применение в промышленности для разрушения клеточных стенок грибов и повышения их усвояемости.

Как и грибы — паразиты высших растений, микопаразиты различаются по характеру питания. Одни из них могут питаться только содержимым живых клеток хозяина, и поэтому их называют биотрофными микопаразитами. Другие сначала убивают клетки хозяина, образуя антибиотики или ферменты, а затем питаются содержимым отмерших клеток. Эту группу микопаразитов называют некротрофными микопаразитами. Граница между этими двумя группами микопаразитов не всегда четка. Известны микопаразиты (ампеломидес, ризоктония картофельная и др.), гифы которых внедряются

в живые клетки хозяина и в течение некоторого времени существуют биотрофно, однако позднее убивают эти клетки и живут как некротрофы. Такие паразиты получили название гемибіотрофов. Обычно биотрофные микопаразиты довольно узко специализированы, а некротрофы имеют широкий круг хозяев. Однако из этого правила есть исключения. Так, биотрофный микопаразит *стефаномы буроспоровая* (*Stephanoma phaeospora*), обнаруженная на грибе из рода фузарий, может паразитировать на грибах из классов аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов.

Биотрофные микопаразиты преобладают среди микофильных хитридиомицетов и зигомицетов. Но лишь у немногих микофильных дейтеромицетов обнаружен биотрофный, хорошо сбалансированный характер паразитизма. Одни из них довольно широко распространены в природе, как *гонатоботрис простой* (*Gonatobotrys simplex*), паразитирующий на альтернариях, другие встречаются редко. Например, *гонатоботриум бурый* (*Gonatobotryum fuscum*) обнаружен только в Великобритании и в штате Западная Виргиния в США на видах рода *цератоцистис* (*Ceratocystis*), а *калькариспориум паразитический* (*Calcarisporium parasiticum*) — только в США на *доотиорелле дубовой* (*Dothiorella quercina*). Немногочисленность известных сейчас биотрофных дейтеромицетов объясняется прежде всего тем, что их довольно трудно обнаружить в природе и получить в культуре, где они растут только в присутствии хозяина или на средах специального состава.

У биотрофных дейтеромицетов обнаружен своеобразный характер взаимодействия гиф паразита и хозяина. В отличие от биотрофных хитридиомицетов и зигомицетов, они никогда не внедряются в клетки хозяина; их контакты с гифами хозяина всегда имеют экстрацеллюлярный (внеклеточный) характер. Это так называемые контактные микопаразиты. Они образуют абсорбтивные (питающие) гифы различного строения, устанавливающие контакт с клетками хозяина, не внедряясь в них. Механизм питания при таком контакте неизвестен. Предполагают, что в зоне контакта гиф паразита и хозяина повышается проницаемость цитоплазматической мембраны клеток последних и происходит поглощение их метаболитов клетками паразита. Строение абсорбтивных гиф различается у разных видов контактных микопаразитов. Так, у калькариспориума паразитического образуются специальные контактные, или буферные, клетки, гонатоботрис простой обвивает своими гифами гифы хозяина, образуя контактные веточки, а стефаномы буроспоровая образует характерные группы контактных клеток, так плотно охватывающие гифы хозяина, что их трудно отделить даже препаровальной иглой.

В природе биотрофные паразиты не могут развиваться в отсутствие своего хозяина. Поэтому

у некоторых из них в процессе эволюции выработались специальные приспособления, облегчающие контакт с его гифами. Споры калкариспориума паразитического и гонатоботриса простого не прорастают в воде и на обычных питательных средах, а только в присутствии хозяина, экстракта из мицелия грибов и некоторых растительных продуктов. У первого прорастающие споры образуют лишь очень короткие ростковые трубки, однако гифы хозяина обнаруживают положительный хемотропизм и растут по направлению к ним. Такой тропизм у гиф хозяина наблюдается при микопаразитизме очень редко. Чаще встречается другой тип тропизма — гифы паразита или ростковые трубки его спор растут по направлению к гифам или спорам хозяина. Он обнаружен у некоторых некротрофных дейтеромицетов, например у дарлюки нитчатой, и у биотрофных зигомицетов.

Биотрофные дейтеромицеты контактного типа не растут на обычных питательных средах в отсутствие хозяина. Для их развития необходимы витамины и ростовой фактор микотрофеин, содержащийся в мицелии многих грибов. Если к синтетической питательной среде с глюкозой добавить водный экстракт из мицелия грибов, содержащий микотрофеин, на такой среде хорошо растут калкариспориум паразитический, гонатоботрис простой и *гонатородиелла Хайли* (*Gonatorrhodiella highlii*).

Как и сбалансированные паразиты высших растений, биотрофные микопаразиты не вызывают быстрой гибели хозяина, а только замедление его роста.

Большинство дейтеромицетов-микопаразитов относится к группе некротрофов или гемибиотрофов. У многих из них характер паразитизма пока не установлен. Некротрофные микопаразиты и гемибиотрофы, вызывающие быстрое разрушение клеток хозяина, не образуют специализированных абсорбтивных структур типа гаусторий или контактных клеток. Контакт с клеткой хозяина осуществляется у них как путем образования неспециализированных внутриклеточных гиф, так и экстрацеллюлярно, причем гифы паразита плотно обвивают гифы хозяина. Нередко у одного и того же микопаразита наблюдаются оба типа контакта с хозяином. Дарлюка нитчатая — гиперпаразит на многочисленных ржавчинных грибах — обычно образует экстрацеллюлярные гифы, но в некоторых случаях ее гифы внедряются в уредоспоры хозяев. Биохимические основы взаимодействия гиф паразита и хозяина пока не выяснены. Вероятно, внедрению гиф паразита в клетки хозяина предшествует лизис клеточных стенок последних. Многие некротрофные паразиты вызывают быстрый лизис клеточных стенок гиф хозяина. У некоторых из них обнаружены ферменты, гидролизующие полимеры клеточных стенок грибов — хитин и различные

глюканы. В культурах *триходермы зеленой* (*Trichoderma viride*), например, образуются хитиназа и две глюканазы, а у *кониотирия минитанс* (*Coniothyrium minitans*), паразитирующего на склероциях грибов, — хитиназа и глюканазы, гидролизующие полисахарид склероциев — склеротан.

Большую роль в жизни многих некротрофных микопаразитов играют образуемые ими антибиотики. Такие грибы, как *трихотециум розовый* (*Trichothecium roseum*), *глюокладиум розовый* (*Gliocladium roseum*), *вертицилл гемилеи* (*Verticillium hemileiae*), некоторые виды из рода *триходерма*, образуют антибиотики, убивающие мицелий других грибов, и используют его в качестве питательного субстрата.

Некротрофные паразиты вызывают быструю гибель пораженных структур хозяина, сильно замедляют или полностью подавляют его развитие. Развиваясь на спорообразующих структурах грибов, они часто ограничивают их спороношение и снижают жизнеспособность или вызывают гибель образующихся спор. Представители этой группы обычно хорошо растут в лаборатории на питательных средах. Поэтому некротрофные микопаразиты и гемибиотрофы представляют большой интерес с точки зрения разработки биологических методов борьбы с грибами — паразитами растений. Во всех работах по биологическим средствам защиты растений с помощью гиперпаразитов фитопатогенных грибов используются микопаразиты из этой группы — *триходерма зеленая*, *дарлюка нитчатая*, *ампеломицес* и многие другие.

В нашей стране исследования по биологическим методам борьбы с фитопатогенными грибами с использованием гиперпаразитов были начаты еще в 30-х гг. (Н. С. Федоринчик, М. Е. Влاديمирская) и широко проводятся в настоящее время во многих научно-исследовательских учреждениях. В результате их установлена перспективность использования некоторых гиперпаразитов в защите растений от грибных болезней, например препарата *триходермы зеленой* — *триходермина*, паразита мучнисторосяных грибов — *ампеломицес* и некоторых других. Второе перспективное направление — получение антибиотиков, образуемых микопаразитами. Один из них — *трихотецин* — уже нашел применение в практике.

Наиболее распространенный и хорошо известный гиперпаразит ржавчинных грибов — *дарлюка нитчатая* — относится к сферопсидным грибам. У него известна и сумчатая стадия — *эударлюка осоковая* (*Eudarluka caricis*), относящаяся к локулоаскомицетам. Этот гриб — космополит, встречающийся на всех континентах на различных ржавчинных грибах. Он поражает преимущественно уредостадию ржавчинных грибов, но встречается также на эциях и телиях. Круг хозяев

у этого вида очень широк и включает ржавчинники из семейств пукциниевых и реже мелампсоровых. Однако природные популяции гиперпаразита состоят из множества штаммов, различающихся по вирулентности по отношению к различным видам ржавчинных грибов (П. Д. Кинер).

Развиваясь на пустулах ржавчинных грибов, *дарлюка нитчатая* образует белый, обычно малозаметный мицелий, а на нем маленькие шаровидные пикниды, диаметром 50—200 мкм, под лупой выглядящие как маленькие черные шарики (рис. 291). В одной пустуле их образуется от 1—3 до нескольких десятков. В каждой пикниде образуется около 6000—8000 спор, бесцветных, веретеновидных, с одной перегородкой и нитчатыми придатками на концах. Споры склеены слизью и выходят из пикниды в виде длинной беловатой или сероватой нити. Попадая на растения, споры прорастают в каплях воды. Если растение не заражено ржавчиной, проросшие споры погибают. Если они прорастают в пустуле ржавчинного гриба или вблизи его урединиоспор, развивается мицелий паразита, окружающий гифы и споры хозяина и питающийся их содержимым. Иногда он проникает и внутрь клеток хозяина. При прорастании спор гиперпаразита в смеси с урединиоспорами ржавчинных грибов у их ростковых трубок наблюдается тропическая реакция — они растут по направлению к прорастающим урединиоспорам хозяина. Кроме того, прорастающие урединиоспоры стимулируют прорастание конидий гиперпаразита.

Интенсивное развитие *дарлюки нитчатой* на ржавчинных грибах происходит при высокой относительной влажности воздуха и температуре в границах 12—26 °С. Поэтому этот вид может развиваться почти во всех районах земного шара, где встречается ржавчина, от тропиков до северных границ ее ареала. При высокой влажности воздуха гриб образует обильный воздушный мицелий, а при низкой влажности его мицелий незаметен, он часто уходит внутрь тканей растения вместе с мицелием хозяина.

Процесс формирования пикнид после заражения пустул ржавчинного гриба занимает 5—7 дней, таким образом за вегетационный период развивается несколько поколений гиперпаразита.

Зимуют пикниды гриба или его сумчатая стадия на растительных остатках. Жизнеспособность перезимовавших в пикнидах спор гриба различна в разных районах. Так, выяснено, что большинство пикнид гиперпаразита зимой растрескивается и споры гибнут. Поэтому к весне сохраняется небольшой запас инфекции и происходит лишь слабое поражение ржавчины гиперпаразитом. Заметная вспышка развития гиперпаразита наблюдается только тогда, когда ржавчинный гриб уже хорошо развился. Поэтому в природе сильное подавление ржавчины за счет естествен-

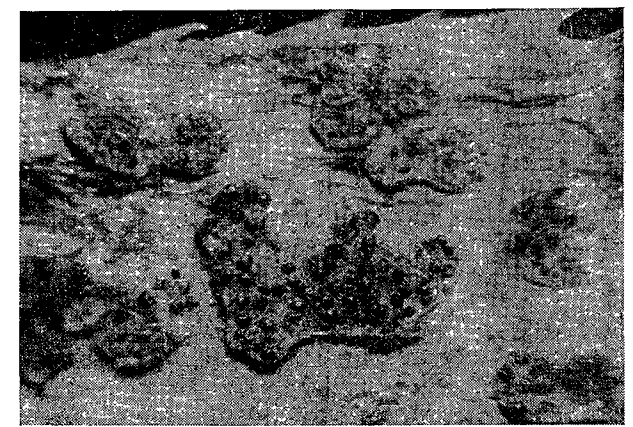


Рис. 291. Пикниды дарлюки нитчатой (*Darluka filum*) в уредопустуле ржавчины.

ной инфекции ее гиперпаразитом не происходит. По данным других исследователей, пикниды *дарлюки нитчатой* хорошо зимуют и выходящие из них конидии могут вызвать сильное поражение ржавчинных грибов. Установлено, что жизнеспособность после перезимовки сохраняют около 85—90% спор гиперпаразита. Отмечено, что зимующий на растительных остатках гиперпаразит в начале лета заражал пустулы стеблевой ржавчины овса и препятствовал дальнейшему ее развитию.

В районах с повышенной влажностью *дарлюка нитчатая* может снижать поражение растений ржавчиной, развиваясь за счет природного источника инфекции или искусственного распространения спор гиперпаразита.

Два других интересных гиперпаразита ржавчинных грибов — *туберкулина кроваво-красная* (*Tuberculina sanguinea*) и *туберкулина наибольшая* (*T. maxima*) — встречаются преимущественно на эциях. Эти виды относятся к семейству туберкуляриевых порядка гифомицетов. Первый из этих видов отличается широкой специализацией. Он поражает эции, а реже уредо- и телиопустулы многих видов ржавчинных грибов, образуя в них плоские порошистые коричневато-фиолетовые подушечки. Спороношение гиперпаразита продолжается около 1—1,5 месяца; затем его спородохии становятся твердыми и превращаются в склероции, которые зимуют. Этот вид распространен на ржавчинных грибах в Европе, Азии, Северной и Центральной Америке. В некоторых случаях он может полностью подавлять развитие эциев ржавчинных грибов.

Второй вид этого рода — *туберкулина наибольшая* — узкоспециализированный паразит ржавчинных грибов. Он встречается только на спермогониях и эциях видов *кронарциум* — возбудителей пузырчатой ржавчины сосны в Европе и Северной Америке.

Пораженные спороношения ржавчинного гриба покрываются лиловым или сиреневым налетом конидиального спороношения паразита. Выделения спермогониев стимулируют прорастание спор паразита, и он хорошо на них развивается. Заражает этот гриб только открытые спермогонии и эции ржавчинного гриба. Зимует внутритканевый мицелий паразита, а также его спородохии. В некоторых странах этот гиперпаразит при сильном распространении подавляет развитие возбудителя пузырчатой ржавчины. В природе этот гриб является, вероятно, естественным регулятором популяции хозяина. Так, в Северной Америке после применения для борьбы с пузырчатой ржавчиной сосны некоторых антибиотиков развитие гиперпаразита было подавлено, и это вызвало вспышку развития пузырчатой ржавчины.

В ассоциации с ржавчинными грибами часто встречаются виды из родов *рамулярия* (*Ramularia*), фузарий, кладоспорий, пенициллы и другие грибы, прямой паразитизм которых на ржавчинных грибах не доказан.

У микропаразита *афанокладиум белый* (*Aphanocladium album*) обнаружено необычное воздействие на развитие ржавчинных грибов. Он подавляет развитие уредостадии грибов-хозяев и стимулирует образование ими телиоспор. Это свойство гиперпаразита было использовано на практике для стимуляции преждевременного образования телиоспор и завершения развития урединиоспор у нескольких видов ржавчинных грибов, в том числе у возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Эти исследования открывают новые интересные возможности биологического метода защиты растений — изменение цикла развития паразита, приводящее к уменьшению накопления инфекции или ее распространения.

Перспективен для биологической защиты растений и другой гиперпаразит ржавчинных грибов — *Verticillium lecanii*, паразитирующий также на насекомых (с. 437).

На различных мучнисторосяных грибах часто паразитирует *ампеломицес* (*Ampelomyces quisqualis*) из порядка сферопсидных. Ампеломицес, как и дарлюка нитчатая, — космополит, распространенный во всех районах земного шара, где встречаются мучнисторосяные грибы. Он поражает конидиальное спороношение и клейстотеции хозяина. На конидиальном налете мучнисторосяных грибов при поражении их этим грибом образуются грязновато-серые пятна, постепенно увеличивающиеся в размерах и часто покрывающие весь налет. На поверхности мицелия хозяина, а также в его гифах, конидиях и клейстотециях образуются пикниды гиперпаразита. Они обычно неправильной формы, светло-коричневые или коричневые, с четким сетчатым рисунком. Конидии выделяются из них сильной струей, образуя вокруг пикниды споровую массу. Конидии гиперпаразита переносятся каплями дождя и заражают новые пятна

мучнистой росы. При сильном развитии паразита образование конидий и аскоспор у его хозяина полностью подавляется.

Ампеломицес можно обнаружить на мучнисторосяных грибах с начала лета и до осени. Особенно обильно он развивается после дождей. Этот гиперпаразит зимует в клейстотециях на листьях, а также в зимующих почках некоторых растений (например, яблони).

При благоприятных для гиперпаразита условиях он может сильно подавлять развитие мучнисторосяных грибов. Нередко он полностью подавляет развитие конидиальной стадии хозяина, а также образование им клейстотециев. Поэтому ампеломицес представляет интерес для практического использования его в борьбе с некоторыми мучнисторосяными грибами. Успешные эксперименты по его использованию для защиты растений от мучнистой росы предпринимались в СССР и за рубежом. В условиях Черноморского побережья Краснодарского края установлена высокая эффективность обработки яблонь суспензией конидий этого гриба против мучнистой росы (О. В. О д и н ц о в а). Хорошие результаты дает применение этого гиперпаразита и для защиты огурцов. Разработаны методы массовой культуры этого гриба и способы получения препаратов конидий.

В отличие от перечисленных видов, встречающихся в природе только в ассоциации со своими хозяевами, некротрофный микопаразит трихотециум розовый часто обитает как сапротроф на растительных субстратах, вызывает гниль плодов при хранении, а иногда даже паразитирует на ослабленных растениях. Он часто встречается как гиперпаразит на многих фитопатогенных грибах. Этот гриб обнаружен на перитециях *гномонии красноустыичной* (*Gnomonia erythrostoma*), стромах *полистигмы красной* (*Polystigma rubrum*), *нектрии киноварно-красной* (*Nectria cinnabarina*), *эпихлоэ розоговидной* (*Epichloë typhina*), склероциях различных грибов, спороношениях возбудителей парши яблони и груши (*Venturia inaequalis* и *V. pirina*), ржавчинных и головневых грибов и многих других. Развитие пораженных структур грибов задерживается, или они погибают, и на них образуется ярко-розовый порошистый налет конидиального спороношения паразита.

Способность трихотециума паразитировать на грибах тесно связана с образованием им противогрибного антибиотика трихотецина. Выделяемый в среду антибиотик убивает гифы грибов, и трихотециум розовый заселяет их, получая питание из убитых клеток. Штаммы гриба, не образующие трихотецин, не способны развиваться на грибах.

Заселение трихотециумом розовым некоторых обычных для него растительных субстратов также связано с его способностью паразитировать на грибах. Например, этот гриб часто вызывает горькую гниль яблок и груш. Однако его мицелий

не может проникнуть через неповрежденный эпидермис плодов, и их заражение происходит только при механических повреждениях. Особенно часто этот гриб проникает в плоды через пятна парши. Он заселяет сначала конидиальные спороношения первичного паразита, вытесняет его и развивается затем в ткани плодов. В таких плодах в больших количествах содержится трихотецин, который придает им горький вкус. Накопление грибом антибиотика в ткани плодов предотвращает их заражение другими грибами, и трихотециум розовый развивается в них практически в чистой культуре.

Антибиотик этого микопаразита — трихотецин — подавляет рост многих грибов, в том числе фитопатогенных и возбудителей дерматомикозов. Его получают в промышленных масштабах и используют для защиты растений от некоторых болезней (например, вишни от монилиоза), а также для лечения дерматомикозов у сельскохозяйственных животных и пушных зверей.

Некоторые некротрофные микопаразиты, развивающиеся на плодовых телах дикорастущих или культивируемых съедобных грибов, вызывают их гибель и снижение урожая грибов. В лесах вред, причиняемый микофильными грибами, мал по сравнению с тем, который приносят насекомые (соответственно 1—3% и 20—30% поврежденных плодовых тел). В тепличных хозяйствах они могут причинять большой ущерб.

В наших лесах часто можно встретить грибы, покрытые обильным белым мицелием, на котором заметен порошистый налет конидий. Под микроскопом видны мутовчато ветвящиеся конидиеносцы с одноклеточными конидиями на вершине веточек. Это широко распространенный во всей умеренной зоне земного шара микофил *кладоботриум мутовчатый* (*Glabobotryum verticillatum*), обитающий на различных гименомицетах, чаще всего на сыроежках и млечниках. Особенно сильно развивается этот гриб после дождей и туманов. На лесных болотах он часто поражает до 60—95% всех сыроежек и млечников.

Нередко встречается и другой микофильный гриб — *микогоне розовая* (*Mycogone rosea*), образующий хорошо заметный серовато-розовый налет на плодовых телах мухоморов и других грибов из агариковых. На его мицелии образуются сначала бесцветные двухклеточные конидии на мутовчато разветвленных конидиеносцах, а затем крупные хламидоспоры, состоящие из двух клеток. В массе они имеют розовую окраску. Оба эти микофила вызывают быстрое разрушение плодовых тел.

В противоположность этим видам третий микофил, распространенный в умеренном поясе на агариковых, — *калькариспориум арбускула* (*Calcarisporium arbuscula*) — не вызывает бы-

строй гибели плодовых тел хозяина. Его можно обнаружить в тканях внешне здоровых сыроежек и других грибов. Спороношение у этого микофила развивается на старых плодовых телах в конце лета и осенью. Паразит образует на их шляпках или пластинках темные некротизированные пятна, покрытые очень тонким сероватым налетом спороношения. Хотя этот гриб и образует склероции, их жизнеспособность в почве сохраняется недолго. Мицелий паразита обнаружен в микоризе сыроежек. Вероятно, это основной способ его перезимовки.

На культивируемом шампиньоне в теплицах известны несколько видов микопаразитов. Один из них — гипомицес розеточный — был описан в разделе, посвященном порядку гипокрейных (с. 64). Из класса дейтеромицетов на шампиньонах наиболее распространены два вида — *вертицилл Молтхауза* (*Verticillium malthousei*) и *микогоне губительная* (*Mycogone perniciosa*). Иногда они вызывают эпифитотии.

Если вертицилл Молтхауза поражает молодые плодовые тела шампиньона, вместо них образуются мелкие деформированные клубочки мицелия с сухой поверхностью, покрытой порошистым сероватым налетом конидий паразита, а при заражении крупных, уже сформировавшихся плодовых тел на них образуются коричневые вдавленные некротические пятна, также вскоре покрывающиеся тонким серым налетом спор. Мицелий паразита в засохших плодовых телах может длительное время сохранять жизнеспособность и служить источником инфекции. Сильное развитие вертициллез шампиньонов происходит при высокой относительной влажности воздуха (до 90—95%) и температуре 15—17 °С. Первичную инфекцию в теплицу могут занести грибные мухи. Нередко она переносится также при сборе плодовых тел грибов. Распространение инфекции в теплице с уже имеющимися очагами инфекции может происходить с каплями воды при поливе.

Другой опасный паразит шампиньонов — микогоне губительная — вызывает образование недифференцированной бесформенной мицелиальной массы, быстро разрушающейся в результате мокрой гнили. Поверхность таких сильно деформированных плодовых тел покрыта белым войлочным мицелием паразита, на котором, как и у микогоне розовой, образуются два типа спор — конидии и хламидоспоры. Хламидоспоры у этого вида в массе коричневые, с их развитием налет на плодовых телах приобретает коричневую окраску.

Источником первичной инфекции служат хламидоспоры, которые могут сохраняться в почве в жизнеспособном состоянии в течение нескольких лет. Во время плодоношения шампиньонов гриб распространяется конидиями, развивающимися на пораженных плодовых телах.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

(звездочкой отмечены страницы, на которых помещены рисунки)

А

Азигоспора 76, 76 *
Анаморфа 114, 116 *
Антеридий 17
Апотеций 18, 110, 110 *, 111
Апирессорий 54, 127
Арбускула 73
Архикарп 17
Аск 18
Аскогон 17, 127
Аскокарп 86, 109
Асколокулярный 86
Аскома 86, 198
Аскоспора 18, 86, 95 *
Аскострома 86, 198

Б

Базидиола 245
Базидиоспора 18, 217
Базидия 18, 217, 218 *

В

Везикула 73
Вольва 272

Г

Галлы 24
Гамета 17
Гаметангий 18, 27, 28
Гаметангиогамия 84

Гаплобионты 87
Гаустория 19, 19 *, 57, 349
Гетеробазидия 219
Гетерогамия 17, 28
Гетерокариоз 9, 18
Гетероталлизм 17, 23, 54
Гетеротрофы 19
Гидротаксис 7
Гимений 111, 218, 221, 226
Гименофор 218 *, 219 *, 221
Гипотеций 111
Гистеротеций 198
Гифы 15, 16
— аскогенные 18, 85
— генеративные 226
— связывающие 226
— скелетные 226
Глеба 311
Глобула 26
Гомоталлизм 54, 66
Грибница 15, 44, 135

Д

Дерматофиты 116, 116 *, 117
Дикарион 17, 127
Дипланетизм 35

З

Зигоспора 65, 76
Зигота 17
Зооспора 16, 17 *, 24, 24 *
Зооспорангиеносцы 52
Зооспорангий 24 *

И

Изогамия 28, 65
Индузий 310, 317, табл. 37

К

Капиллиций 8
Кариогамия 18
Клейстотеции 18, 86, 109, 110 *, 111, 114 *
Клетки собирательные 26
Коллариум 285, 299
Колонка 66
Конидиеносцы 16, 46 *
Конидии 17, 65
— бластические 373
— талломные 371
Конъюгация 18 *
Копрофилы 19, 289
Копуляция 65, 108
Клейстотеций 110

Л

Лизосома 15, 15 *
Локула 86, 198

М

Макроконидии 167
Мероспорангиеносцы 71
Мероспорангиоспоры 65
Микориза 223
— эктотрофная 223

Микориза эктондэотрофная 224
— эндотрофная 223
Микроконидии 167
Микрофилы 269
Мириотеций 198
Митохондрии 15, 15 *
Мицелий 15
— ложный 93
— эндофитный 135

О

Оидии 16
Онтогенез 23
Оогоний 17
Ооспора 17, 44

П

Парафизы 110, 110 *
— апикальные 110
Перидий 9, 109
Перидиоли 310
Перистома 311
Перитеций 18, 110, 110 *
Перифизы 110, 110 *
Пигменты 7
Пикнида 83
Плазмодий 7
Плектенхима 16
Плеоморфизм 18
Подстилка 226
Покрывало 222
— общее 222, 222 *
— частное 222, 222 *
Придатки 128
Протопласт 15
Протуберанец 55
Профиалиды 368 *
Псевдомицелий 93
Псевдопарафизы 198
Псевдотеций 18, 198

Р

Разноядерность 18
Реотаксис 7
Рецептакул 196, 310, 312
Ризоиды 74, 197
Ризомицелий 23
Ризоморфы 16

С

Септа 84
Симбиоз 224
Симбионты 20
Синаск 108, 108 *
Склероций 8, 16
Соматогамия 18, 18 *
Сорус 24
Спермаций 86
Сперматизаций 18 *, 86
Спермидии 167
Спора 16, 28
Спорангиеносец 16, 64
Спорангий 65, 68
Спорангиоспора 16, 65
Спородохии 83, 122
Спорокарп 71
Спорокладии 71
Спороношение 8
Спороциста 112
Стеригма 217
Стилоспорангий 65
Строма 198
— вальсоеидная 145
— диатрипоидная 145
Субгимений 111, 166
Субглеба 319
Субикулюм 150
Сумка 18, 84 *
— битуникатная 86
— прототуникатная 86
— унитуникатная 86
— зутуникатная 86

Сумкоспора 18
Сфероциста 289

Т

Телейтоспора 351, 355 *, 363 *
Телиоспора 219
Тириотеций 198
Трама 257, 311
— билатеральная 257
— инвертная 257
— неправильная 257
— правильная 257
Трихогина 17

У

Уредопустула 349, 353 *
Уредоспора 349, 353 *, 355 *, 361 *

Ф

Фиалида 367, 368
Фиалоконидия 367, 367 *
Фиалоспора 367
Фрагмобазидия 219

Х

Хаматеций 198
Хемотаксис 24
Хламидоспора 16, 17 *
Холобазидия 219

Ц

Циста 24, 24 *, 28
Цистиды 218

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

А

Абсидия 69, 70 *
— ветвистая 68
— зонтикокистевидная 68
Авреоболет 264
— красный 264
Агариковые 87, 222, 225, 257, 279
Агарикус 279, 280
Агономицеты 369
Акразиевые 11, 12
Актиномукор 69
— изящный 68
Алеврия оранжевая 189
Алломицес 29 *, 30, 31, 31 *
Альбатрелловые 243
Альбатреллус 244
— сливающийся 244
Альбуто 62
Альникола 303
Альтернaria 368, 392, 392 *
— гвоздичная 393
— капустная 393
— кочаннокапустная 393
— морковная 393
— пасленовая 394
— тончайшая 393
— цинниевая 393
— чередующаяся 393
Аманита 257, 272, 273, табл. 29
Аманитовые 272, 276 *
Амарантовые 63
Амауроаскус 113, 114
— бородавчатый 114
Амобидиевые 81
Анеллярия 293, 295
— полуайцевидная 293
Аннелофора африканская 366
Аномопория 231
— атласная 231
— камчатская 231
Антракобия черноокаймленная 189
Антродия 229, 236
— Линдблада 236
— рядовая 237
Апиокрея 151, 156
— золотистоспоровая 151, 156
Арахнотус 113, 114
— белоснежный 115
— красный 115

Арктикомицес 221
Артикулярия 201
Артроботрис 403, 403 *
— дактилоидный 405
— малоспоровый 403
— насекомоядный 403
— пышный 403
Артродерма 114
Аскоболовые 187
Аскоболус 188, 188 *
— великолепный 188
— навозный 188
— погруженный 188
Аскодесмис 109, 188 *
— чернеющий 188
Асколокулярные 199 *
Аскомицеты 17, 18, 19, 20, 83, 84 *, 86
Аскополипорус разноцветный 166
Аскосфера 112
— пчелиная 112, 112 *
— темная 112
Аскосферовые 111, 112
Аскохита 421
— Бойда 421
— водяная 421
— гороха 421, 421 *
— огурца 422
— хризантем 422
Аспергилл 120, 370, 372, 373
— дымящий 364, 374
— желтый 364
— сизый 120
— угольный 369
— черный 364, 372
Астерина 201
— вероники 199 *, 201
Астериновые 201
Астерионелла 25
Астеромелла 201
Астерострома средняя 251
Астерофора 304
— дождевиковидная 304
— паразитическая 304
Аурикулярия 333
Афаномикопсис 35
— десмидиевый 36 *
Афаномицес 37, 40
Афиллофоровые 222, 225, 226 *
Ацеллярия 81 *, 82

Б

Базидиальные 224
Базидиомицеты 19, 217
Базидиофора 42, 43, 46, табл. 5
Балансия 158, 158 *
Бария 157, 166
— лишайниковая 166
— паразитическая 166
Баттарейя 310, 325
— веселковидная 326, 326 *
Бациллоспорус 220
Бделлоспора 80
Березовик обыкновенный 261, табл. 22
— розовеющий 261
Бертия 166
Беттсия ульевая 112
Бископноксия 142
Биспорелла 174, табл. 14
Биссохламис 109, 119
— белоснежный 118 *, 119
— буро-желтый 119
Благушка 224, 284
Бластокладиевые 23, 28, 29 *, 102
Бластокладия 29 *, 30
Бластомицеты 369, 405
Боверия 21, 433
— бассаiana 433
— тонкая 433
Бовиста 309, 310, 320, 321, 324
Бокальчик 309, 314, 315
— Олла 315, 315 *
— полосатый 315, табл. 38
Болет 216
— буро-желтый 262
— королевский 262
— красивый 262
— полубелый 262
— Фехтнера 262
— Юнквилла 262
Болетелл 261
Болетия 266
— азиатский 266, табл. 24
— болотный 266
— лиственный 266
— половожковый 266, табл. 24
Болетовидные 260
Болетовые 225, 258, 260

Болетопсиевые 228, 244
Болетопсис 228, 244
— малочешуйчатый 244
Бондарцевиевые 244
Бондарцевия 244
— горная 244
Ботриосфериевые 215
Ботриосферия 215, 420
Ботритис 379
— бобовый 381
— луковый 380
— нарциссовый 381
— серый 379
— тюльпанный 381
— цветолюбивый 380
Бревилегния 39
Бремя 48, табл. 6
Бромелиевые 202
Бурдоция 335
— Гальзини 335

В

Валуй 308
Вальса 149
— белоснежная 149 *
— виноградная 149
— грязная 149, 150 *
— светлоустычная 149
— сливовая 149
Вальсовы 145, 149
Варария одевающаяся 251
Варикоспорий 401
Вентуриевые 213
Вентурия 213, 214*
Верпа 184, табл. 17
Вертицилл 156, 381
— гемилеи 438
— далие 364
— Молтхауза 441
Вертицилловые 429
Веселка обыкновенная 313, 314, 316, табл. 37
— Хадриана 329
Ветштейнина 206
Вешенка 225
— ильмовая 272
— обыкновенная 257
Викерхамия 100, 101
— флюоресцирующая 101
Виллиопсис 99
— ароматный 99
— луговой 99
— сатурновидный 99
Войновиция злаковая 415
Волдемария шафранно-желтая 250
Волжанка 306, табл. 35
Волнушка розовая 304, 306, табл. 35
Волоконница 301, 302
— Жюрана 302*
— кавказская 301
— Патуйяра 302
— равновершинная 302
Вольвариелла 21, 257, 278
— съедобная 225, 278, 278 *

Г

Галерина 274, 301, 303
— звездообразная 303
— окаймленная 303

Галеропсис 329, 329 *
— пустынный 329, 329 *
Галонектрия 151
Галосферийные 150
Ганодерма 240
— смолистая 240, 240 *
Ганодермовые 239
Гансениаспора 100, 407
— апикулятная 93
Гансенула 96, 98
Гарпелловые 81, 82
Гастеромицеты 219, 309, 310, 311 *, 315, табл. 38
— подземные 322, 326 *
— почвенные 323
Гастроспориум простой 325
Гастроспоровые 314, 325
Гаутиерия 313
Гаутиериевые 314
Геаструм 309, 311, 320
Гебелома 301, 302
— корочковидная 302
— недоступная 302
Гелазиноспора 140
— злаковая 140
— четырехспоровая 140
Геликобазидиум 333
— пурпурный 333
Геликоглюя 333
Геликостилум 70
— прекрасный 70
Гельвелла 185
— курчавая 185
— ямчатая 185, табл. 17
Гельвелловые 183, 185
Гельминтоспорий 20, 20 *, 390, 390 *, 429
— виктории 391, табл. 47
— злаковый 390
— кукурузный 391
— овсовый 390
— рисовый 390
— ячменный 391, 391 *
Геммаскомицеты 85 *, 86, 87
Геоглосовые 167
Геоглоссум 111, 168
Геолегния 39
Геопиксис какабус 181
— угольный 186, 190, 190 *
Гериций альпийский 254
— коралловый 254
Герициевые 254
Гетеробазидиальные 219, 330
Гиалосцифовые 172
Гибберелла 151, 153
— ксилариевидная 154
— кукурузная 154
— Фиджикуро 153
Гиббера 213
— брусники 215 *
Гигрофоровые 268
Гигрофоропсис 267
Гигроцибе 268
— киноварно-красный 268
Гиднеллум 255
— оранжевый 256
— плотный 255
— ржавчинный 255*, 256
Гиднотрия Тюляна 195
Гиднум выемчатый 254
Гидроцибе 301
Гименогастр бородавчатый 322
Гименогастровые 314, 322
Гименомицеты 219, 221
Гименосцифус 174, 401

Гименохетовые 228, 240
Гимноасковые 114
Гимноаскус 114
— Рисса 114, 114 *, 115
Гимнокония 362
Гимноспорангиум 358
Гиньярдия 215
Гиподерма 179
Гиподермелла бороздчатая 179 *
Гипокрейные 110, 150, 151 *, 157
Гипокрелла яванская 158
Гипокрея 150, 151, 157
— подушковидная 157, табл. 12
— рыжая 151 *, 157
Гипоксилон 142, табл. 11
Гипомицес 151, 155
— душистый 156
— лактифлуорум 156
— оранжевый 156
— розеточный 156
Гипомицетовые 150, 155
Гирзутелла 434
Гиродон 267
— мерулиевидный 267
Гироноовидные 261
Гиропор 266
Гиропоровидные 261
Гирофрагмиум 238
— Делила 328
Гирча 47
Гистерангиевые 314, 322
Гистериевые 215
Гистерографиум 180, 216
Гистоплазма капсульная 117
Гифолома 295
— головообразная 296
— окаймленная 295, 296
Гифомицеты 369, 370, 398
Гифохитриум 28
Гифохитриевые 28
Глеопорус 232
— бахромчатый 233
— двуцветный 232
Глеоспорий 200
— дубовый 147
— жилковый 147
— липовый 147
— плодовой 148
Глеофиллум 229, 237
— бревенчатый 238
— пихтовый 237, 238 *
Гломерелла 147
— опоясанная 147, 148
Глониум 216
— стеллятум 216 *
Гнездовка 309, 310, 315
— подушковидная 315
Гнездовковые 309, 310, 314, 315
Гномония венета 145
— вязовая 145
— дубовая 147
— красноустычная 145, 146 *
— липовая 147
— тонкозаостренная 145, 146, 146 *, табл. 11
Говорушка 20, 268, 271
— ворончатая 269, 271
— дымчатая 269, 271
— пахучая 271
Головач 309, 316, 319, 321
— лиловый 319
— продолговатый 319, табл. 38
— пузыревидный 319
— чешуеносный 319
Головневые 338

Голосумчатые 17, 84, 86, 87
Гонатоботриум бурый 437
Гонатоботрис простой 437
Гонатородиелла Хайли 438
Горькушка 304, 305
Грабовик 261
Графиум 125
Гриб-баран 223, 244
Гриб белый 225

- «белый» степной 225
- домовый белый 237, 245
- домовый настоящий 248
- желчный 261, табл. 22
- заборный 236
- зимний 208, 271
- перечный 266, табл. 24
- польский 264, табл. 23
- сатанинский 260, 263, табл. 22
- трутовый 20
- цезарский 276 *, 277
- цезарский дальневосточный 277

Гриб-зонтик 257, 279, 286

- белый 285
- — девичий 286
- — лохматый 286
- — пестрый 285

Грибы базидиальные 17, 18, 20, 218 *, 205
Груздь желтый 305, табл. 351

- настоящий 305
- перечный 304, 305
- синеющий 304
- сухой 307, 308, табл. 36
- черный 304, 305

Губка дубовая 236, 237 *

- еловая 241, 242
- корневая 224, 236, 236 *, 246
- смородиновая 241
- сосновая 241, 241 *, 242

Губки 39
Гумария 189, 190

- полушаровидная 190, 190 *

Д

Дакримицетовые 330, 337
Дактриопинакс спатулярия 337
Дакримицес 337

- деликвесценс 337

Дактилярия 403, 403 *

- белоснежная 404

Дальдиния 142

- концентрическая 142

Дарлюка 415

- нитчатая 436

Дебариомицет Ганзена 99

- Кантарелли 99
- муравьиный 99

Дебариомицеты 99
Дедалея 237

- Диккенса 236, 237 *

Дейгтониелла 368
Дейтеромицеты 19, 20, 224, 364, 436
Демациевые 370
Дендросфера 117

- Эберхардта 117

Денежка 20, 269, 270

- обычная 271
- сливающаяся 268, 270

Дерматеацевые 175

Дерматофиты 83
Дермоцибе 301
Диaporte 147

- вредный 147, 147 *
- неясный 147, 148

Диaporteовые 145, 147
Диатрипе 144
Диатриповые 144
Дидимелла 210
Дидимиум 8
Дидимосферия 208, 209, 209 *
Диктионема 247
Диктиофора 317

- сдвоенная 310, 317, табл. 37

Диктиухус 37, 38 *
Димаргаритовые 71
Динемаспорий 419

- злаковый 419

Диплодия 20, 415, 422

- конопли 423
- кукурузы 422
- таллази 422
- травяная 422

Диподасковые 88
Диподаскус 88

- беловатый 88, 88 *
- одноядерный 88
- собранный 88

Дискомицеты 166, 181 *
Дисцелла 419
Дисцина щитовидная 186, табл. 16
Дисциседа 324, 324 *, 325

- белая 324
- гладкая 325

Дихомицес 196 *
Дихостеревые 251
Доассансионпис 340, 346
Доассансия 340, 346
Дождевик 316, 318, 321

- грушевидный 309, 316
- ежевидноключий 316, табл. 39
- заостренный 319
- ложный 264
- мягкий 319
- пустушевый маленький 318
- умбровый 319
- шиловатый 309, 318, табл. 39

Дождевиковые 314, 316, 318, 329
Дотидеальные 202
Дотидеевые 203
Дотиора 206
Дотиорелла дубовая 437
Дотировые 205
Дотихиза тополевая 419
Дрожалка 336

- бугорчатая 336
- гриболюбивая 336

Дрожалковые 330, 334
Дрожжи 83, 89, 90, 91, 92 *, 93, 94, 94 *, 95, 95 *, 96, 97, 98, 99

- де Бари 96
- Мечникова 103
- пекарские 93, 98

Дубовик Келе 263

- крапчатый 263
- оливково-бурый 260, 262, табл. 22

Е

Ежовиковые 222, 254

З

Заячник 238
Звездовик 309, 311, 320, 324

- гребенчатый 321
- карликовый 324
- каштаново-коричневый 324
- мелкий 321, 324
- полевой 324
- сводчатый 312 *
- цветковидный 324
- черноголовый 313, 321, табл. 38
- четырехлопастный 312 *, 320

Звездчатка гигрометрическая 321, 324, табл. 40

- крыловидная 322

Зеленушка 269
Зигомицеты 19, 64, 163
Зигоринхус 64, 69
Зигосахаромицеты 96, 98
Зития 418

- смоляная 419
- сосновая 419

Зодиомицес 196
Золотарник 48
Зонтик гребенчатый 287, табл. 30

- древесинный 288
- золотистый 289, табл. 31
- мелкощитовидный 287

Зоопаге 80
Зоопаговые 64, 79, 80 *
Зоофагус 54, 54 *

И

Инкустопория белоснежная 233, 233*
Инолома 301
Инонотус 243

- Вейра 243
- кожистый 242
- лучевой 242

Иодофанус 191

- мясо-красный 191

Ирпекс млечный 230

К

Калонектрия жестковатая 155
Калоцера вискоза 337, табл. 41
Калькариспориум арбускула 441

- паразитический 437

Камаросигорий 423
Кандида 347, 365, 408
Капнодиальные 202
Капнодиевые 202
Капнодиум 202
Катенария 28

- алломицис 29 *

Каштановик 266, табл. 24
Кейсслерина 206
Клавариадельфус 252, табл. 21

- сытниковый 252
- усеченный 252, 252 *

Клавариопсис 399
Клавария 252
Клаватоспора 399
Клавицес 157, 159, 163, табл. 13

- паспалюма 162

Клавицесовые 157

Кладоспорий 385

- бурый 387
- крупноспоровый 386
- огуречный 387
- смоляной 387
- травяной 387

Кладохитриум 26 *, 27
Клитрис 176

- дубовый 177

Клюйверомицеты 98
Кокеромицес 70
Коккомицес 176, 177
Коккофацидиум 176

- сосновый 178 *

Колеоспориум 353, 354 *
Коллетотрих 409

- бутылочной тыквы 410
- клейкоспоровый 410
- Линдемута 409

Колпак кольчатый 303
Кольцевик 294, табл. 30
Конидиоболус 74
Кониотирий 415, 419

- диплодиелла 420
- концентрический 420
- лишайниковый 420
- Фукеля 420

Кониофора 248

- обыкновенная 248, табл. 22

Кониофорелла 248
Кониофоровые 222, 224, 248
Коприносовые 289
Копринус 289, 290 *
Копробия 190

- зернистая 190

Кордицес 110, 123, 157, 164

- болотный 158
- бугорчатый 164
- военный 158, 164
- Гунна 158
- китайский 164
- офиоглоссовидный 158, 164, 165 *
- спорыньевый 159
- удлиненный 164

Коремияльные 370
Корине 412
Кориолус 234

- волосистый 234
- красно-бурый 233 *, 234
- многоцветный 234, 234*

Кортициевые 245
Кохлиоболус мябеанус 392

- ячменный 391

Кохлонема 80 *
Крепидотовые 303
Крепидотус 303
Криптококковые 407
Криптококкус 407

- белый 407
- почвенный 407
- терриколус 417

Криптомицес 176

- большой 177 *
- папоротниковый 178 *

Круцибулум 309, 310, 315, табл. 38

- гладкий 315, табл. 38

Ксилярия 142, табл. 11
Ксиляриевые 140, 141
Ктеномицес 114

- пальчатый 114, 115

Кудония 168
Кукурбитария 208, 211

- караганы 212 *

Куннингамелла 71

- эхинулята 65 *

Курвулярия 368
Кюнеромицес 297

- изменчивый 297, табл. 32

Л

Лабульбениевые 83, 195, 196 *
Лабульбения 195

- обыкновенная 196 *

Лагена 40

- радицикола 42 *

Лагенидиевые 40
Лазисофериевые 138
Лаковица 271

- розовая 269, 271
- лангермания 319
- Вальберга 320

Лакхнеллума 173
Лакхум 172
Лембозина 201

- дубовая 201

Лензитес 234

- березовый 234
- элегантный 234, 235 *

Лензитопис 244
Лентинус 257
Леотиевые 173
Лепиделла 276
Лепиота 257, 279, 286

- каштановая 287
- пыльчатая 287

Лептомитовые 35, 40, 42, 62
Лептомитус 40, 40 *
Лептосферия 208, 209 *, 416
Лептосферулина 206
Лептотрохла 175
Леукоагарикус 279
Ликмофора 36 *
Ликопердовые 314, 316, 318
Лимацелла 272
Лиофиллум 269, 272,

- ильмовый 272
- скученный 272

Липомицет жировой 99

- Кононенко 99
- четырехспоровый 99

Липомицеты 99
Лисичка желтая 253, 253 *

- ложная 267, табл. 27
- серая 254

Лисичковые 253
Лихеностика 415
Лихенофома 415
Ложнодождевик 309, 321
Ложнодождевиковые 314
Ложноопенок кирпично-красный 296, табл. 32

- серно-желтый 296, табл. 31

Локулоаскомицеты 84, 87, 198
Лопастник 185
Лопастниковые 183, 185
Лофодермиум 178

- сосновый 179 *

М

Макровентурия 206
Макролепиота 279, 285

Макрохитриум 26, 26 *
Марасмиус 268, 270, табл. 26, 28

- чесночный 270

Марсовина ореховая 146
Масленковидные 260
Масленок 223, 225, 264

- белый 265, табл. 23
- желто-бурый 265, табл. 23
- желтоватый 265
- желтый 265, табл. 23
- зернистый 265
- кедровый 265
- лиственничный 224, 265, табл. 23
- примечательный 266
- рубиновый 266
- рыже-красный 266
- серый 266
- сибирский 265

Массоспора 73
Меламлспора 350

- березы 352
- льна 351

Меламлспоровые 350
Меланкониевые 145, 369, 408, 409
Меланогастер 312, 322

- сомнительный 323

Меланогастровые 314
Меланолеука 268, 272

- черно-белая 272

Меланоспора 139, 139 *
Меланоспоровые 139
Меланофиллум 279
Мерипилус 244
Мерулиопис тисовый 247
Мечниковия 103

- австралийская 103
- Зобелла 103
- Крисса 103
- прекраснейшая 103, 103 *
- Рейкауфа 103
- серповидная 103

Мизоцитиум 41
Микомалюс бамбуковый 166
Микосферелла 203

- лука 204 *
- точковидная 204 *

Микоцитрус 150

- оранжевый 151 *, 157

Микроаскус 111, 124, 124 *

- треугольный 127

Микроасковые 83, 112, 124
Микроглоссум 168
Микронектриелла 155

- снежная 151, 155

Микроспорум 116, 116 *

- гипсовидный 116

Микростома 201

- вытянутая 182 *

Микросфера 128 *, 133, 136

- дуба 133
- Пальчевского 136

Микротириасистис 20 *
Миксациум 301
Миксия чистоустовая 107
Миксомицеты 7, 8
Миксотрихум 114, 115 *
Мириангиевые 199
Мириогониум одонтиевый 89
Мириостема шейковидная 324, табл. 38
Митруля палюдоза 167 *, 174
Мицена 20, 269, 271, табл. 28

- кровяноножковая 271
- щелочная 271

Миценаструм толстокожий 313, 324, табл. 40
 Млечник 156, 223, 304
 Многоножки 73, 82
 Могар 44, 47
 Мокруха 268
 — еловая 268, табл. 26
 — розовая 268
 Мокруховые 267
 Моллизия 175
 Монасковые 113
 Монаскострома 206
 — иннумероза 206 *
 Монаскус 113
 — красный 113
 — пурпурный 113
 Монилиевые 370
 Монилия 170
 Моноблефарелла 32, 33
 — Тэйлора 33
 Моноблефаридовые 23, 31
 Моноблефарис 31, 32 *, 33
 Монтанея 325, 327
 — песчаная 326 *, 328
 Мортиерелла 66 *, 67
 Мортиерелловые 67
 Моршелловые 183
 Москиты 28
 Моховик 263
 — астревый 264
 — древесный 264
 — желто-бурый 265
 — желтомясый 263
 — зеленый 263, табл. 22
 — каштановый 263
 — красноватый 263
 — паразитирующий 264
 — полузолотистый 264
 — припудренный 263
 — тупоспоровый 263
 Мукор 69
 — кистевидный 68
 — китайский 68
 — мелкий 68
 — петринсулярис 65 *
 — романиановый 69
 — улитковидный 68
 Мукоровые 64, 65 *, 68, 139
 Мультиклавула 252
 — весенняя 252
 Мутинус Равенели 317
 — собачий 317, табл. 37
 Мухомор 272, 273, 277, табл. 29
 — весенний 274
 — Виттадини 276, 276 *
 — королевский 275
 — красный 21, 222, 275, 275 *, табл. 29
 — пантерный 274
 — поганковидный 275, табл. 29
 — порфировый 275
 — розовый 277
 — серо-розовый 277
 — серый 275
 Мучнистая роса бобовых 135
 — — зонтичных 135
 — — подсолнечника 48, табл. 5
 — — пшеничной формы 129
 — — розоцветных 131
 — — саксаула 135
 — — сливы 132
 — — спиреи 132

Н

Навозник 223, 290 *, табл. 32
 — белый 290, 291, табл. 32
 — домовый 291
 — лохматый 290, 291, табл. 32
 — мерпающий 291
 — настоящий 291
 — рассеянный 291
 — серый 290, 291, табл. 32
 Навозниковые 289
 Надсония 100
 — желтеющая 100
 — измененная 101
 Наниция 115
 — загнутая 116
 Наукория 303
 Негвиючник 268, 270, табл. 26, 28
 Нейроспора 121, 140
 — густая 140
 Нектриевидные 414
 Нектрия 150, 151
 — беловатая 153
 — галлообразующая 152
 — гематококка 153
 — киноварно-красная 151
 — фиолетовая 153
 — эписферия 153
 — Юнкера 153
 Нематоспора 102
 — лециновая 102
 — томатовая 103
 — фасолева 103, 103 *
 Неокартория 118, 121, табл. 9
 — Фишера 119, 121, табл. 9
 Неоформанс 220
 Нидулария 309, 310, 315
 Нотофагус 180

О

Обабок 261
 — дальневосточный 261
 — окрашенноногий 262
 — чернеющий 261
 Овсяница 159
 — красная 159
 Огневка углелюбивая 299
 Одонтia 89
 Оидиопсис 135
 Октавиания 322
 — Стефенса 322
 Ольпидиопсис 41, 41 *
 Ольпидиум 23, 24, табл. 4
 Омфалина 269, 272
 — пустошная 272
 Онигена 113
 — лошадиная 113, 114 *
 — птичья 114
 Онигеновые 83, 112, 113
 Онния войлочная 242
 — треугольная 241
 Оомицеты 19, 35
 Опенок 268, 270
 — зимний 21
 — летний 21, 225, 296, 298 *
 — луговой 268, 269, 270
 — настоящий 224, 268, 296

Осиновик красный 261
 Отидея 190
 — заячья 190
 — ослиная 190
 Оттия 422
 Офиоболус 211
 — злаковый 212, табл. 20
 — пурпуровидный 416
 — фрутикум 213 *
 Офиостома 124
 — вязовая 124
 — еловая 126
 — меньшая 126
 — пилифера 126
 Офиостомовые 124
 Охросора 361, 361 *

П

Панеолус 292, 295
 Пармуляриевые 201
 Пармулярия 201
 — старакса 202 *
 Пасполом 163 *
 Паутичник 300 *, 301
 — альпийский 301
 — арктический 301
 — воночий 300, 301
 — кровавый 301
 — съедобный 302
 — чернеющий 301
 — широкий 301
 Паутильниковые 300
 Пахикитоспора бугорчатая 235
 — бугристая 236 *
 Пахилепириум 293
 Пахисолен таннофильный 98
 Пекиелла 151, 156
 — желто-зеленеющая 156, табл. 12
 — кирпично-красная 157
 Пениофора 247
 — сосновая 247, 247 *
 Пеницилл 120, 375, 378, 428
 — коримбиферум 428
 — нигриканс 428
 — распростертый 368
 — Тома 121, табл. 8
 Пенициллиопсис 118
 Пепелица 134
 Пероноспора 42, 48, табл. 6
 — табака 49
 — шпината 50
 Пероноспоровые 35, 42, 44
 Пестрец 238
 Петромицес 119, 121
 — чесночный 121, табл. 9
 Пециломицес 122
 Пецица 186
 — коричневая 186
 — остракодерма 187
 — пузырчатая 186
 — фиолетовая 186, табл. 18
 — фиолетово-черная 186
 Пецицелые 181, 181 *, 186
 Печеночница 226
 — обыкновенная 227
 Пизолитус красильный 330, 330*
 Пикнида 83
 Пикнопорус 234
 — киноварно-красный 234
 — кровавый 234

Пикоя 192
 Пилайра 67
 — кавказская 68
 — необычная 68
 Пилобол (пилоболус) 67, 68 *
 — длиннопрофидный 68
 — кристаллический 68
 — росянистый 68
 Пилоболовые 67
 Пилоболус (пилобол) 64, 67
 Пилодерма тонконитчатая 246
 Пиптоцефалидиевые 71
 Пиптоцефалис 71, 71 *
 Пиреномицеты 127
 Пиренофора 211
 Пиронема омфалодес 186, 189, 190, табл. 18
 Пиронемовые 189, 190 *
 Питиелла 35
 — весенняя 36
 Питиогетон 54, 54 *
 Питиум 42, 54 *, 54, 55 *, 56 *
 Пития кипарисовая 182, 182 *
 — обыкновенная 182
 Пихия 96, 98
 — стебельковая 99
 Плазмодиофора 10
 Плазмопара 42, 47
 Пластинчатые 87, 222, 225
 257, 257 *, 279
 Платиглоя 333
 Плектоницеты 111
 Плеоспора 208, 210, 394, 416
 — травяная 395
 Плеоспоровые 207, 208, 208 *
 Плесень черная 21
 Плютей 257, 279
 — карликовый 279
 — олений 276 *, 279
 Плютеус 279
 Поганка белая 274, табл. 29
 — бледная 273, табл. 29
 Подаксис 325, 328
 — кирпичный 328, 328 *
 Подаксовые 314, 325
 Подгрудок 304
 — белый 308, табл. 36
 — черный 307
 Подлесник 47
 Подокрелла порониевидная 158
 Подольшаник 267, табл. 24
 Подоспора 139
 — гусиная 139
 Подострома 150, 157
 — кожно-желтая 157
 Подосфера 128 *, 131
 Полевица 159
 Полипорус 228, 238
 — изменчивый 238
 — черноногий 239, 239 *
 Полистигма 143
 — красная 143, 440
 Полифагус 26
 — эвгленовый 27 *
 Полициклюс 201
 Поплавок 223, 276 *, 277
 Пориевые 228
 Порония 142
 — точечная 143
 Портулаковые 63
 Поручейник 47
 Порфириков 261
 — порфироспоровый 261
 Порховка 309, 311 *, 320, 321, 324
 — пустошная 324

— свинцово-серая 320, 323
 — укореняющаяся 320, 324
 — чернеющая 320, 323, табл. 39
 Приболотник белый 303
 — желтый 301
 Прингсхеймия 206
 Протодонция 335
 — пицеикола 336
 Протомикопсис 107
 Протомицес 107, 108
 — крупноспоровый 108, 108 *
 — толстокожий 108
 Протомицетовые 87, 107
 Псатирелла 292
 — бархатистая 292
 — бурая 292
 — виноградна 292
 — Кандолля 292
 — карликовая 292
 — наклонная 292
 Псевдоарахидиотус 114
 Псевдоболет 264
 Псевдобаоспора 279
 Псевдографиум 176
 Псевдопероноспора 49
 Псевдопеница 175
 Псевдоплектания черноватая 183
 Псевдосфериевые 206
 Псевдофацидиевые 176
 Псевдохиатум 269
 Псевдохидрум 336
 — желатиновый 336
 Псевдоэуроциевые 122
 Псилоболетин 266
 Псилоглобулум 216
 Псилоцибе 21, 294
 — вересковая 295
 — влажная 295
 — копрофильная 295
 — полуланцетовидная 295
 — темно-бурая 295
 Пукциниевые 350, 354
 Пукциния 354
 Пульвероболет 264
 — Равенели 264
 — сетчатоножковый 264
 Пунавка 49
 Пупыр 47

Р

Радиомицес 70
 Рамария 251
 — желтая 251, 251 *, 252
 — обыкновенная 252, табл. 21
 Рамулярия 365
 Решеточник красный 310, 314, 317, табл. 37
 Ризина 186
 — волнистая 186
 Ризоктония 426, 429
 — картофельная 426, 436
 Ризопогон 322
 — желтоватый 322, табл. 40
 — паразитный 309
 Ризопус 69
 — Кона 68, 69 *
 — малоспоровый 68
 — рисовый 68
 — японский 68
 Ризофагитес 20 *

Ризофидиум 25, 26 *
 Рипароблус 189
 Ритисма 176
 Рихия 195
 Рогатиковые 222, 223, 251
 Родоспорициум 347, 407
 Родоторула 347, 407
 — клейкая 407
 Розеллия 141, 141 *
 Розитес 303
 Романо почвенная 158
 Рыжик 224, 304, табл. 36
 Рядовка 268, 269
 — земляная 269
 — серая 269
 Рядовковые 268, табл. 25—28

С

Саккоболус 189
 Саксеней 68
 — колбовидная 69 *
 Сантаромицес пермаскулус 196 *
 Сапролегниевые 35, 36 *, 38 *, 40, 42
 Сапролегния 38 *, 41
 Саркодон 256
 — ложенный 256
 — светло-бурый 255 *, 256
 — черепитчатый 255 *, 256
 Саркосома шаровидная 183
 Саркосомовые 183
 Саркосфера толстая 187, 187 *
 Саркосцифа 182
 — западная 182
 — ярко-красная 182, табл. 16
 Саркосцифовые 182, 182 *
 Сахаромикоды Людвига 93, 100
 Сахаромикопсис 101
 — пражковский 101
 Сахаромицеты 97
 Свиуха гигантская 272
 — ложная 268, 272
 Свиуховые 156, 267
 Свинушка 267
 — толстая 267, табл. 27
 — тонкая 267, табл. 27
 Себацина 335
 — инкрустанс 335
 Сейроспора 41
 Селиния 151
 Сепедониум 156
 Септобазидиум 331
 — Бурта 331
 — карестиниум 332
 Септория 415, 423, 424
 — альпикола 424
 — ветреницы 424
 — двухклетная 424
 — злаковая 424
 — водорум 424
 — овса 425
 — пшеницы 424
 — сныти 424
 — томатов 425
 — тростника 424
 — флоксов 424
 — щавеля 424
 — ячменя 424
 Серпула 248
 Серушка 305
 Сетконоска 317

Сидовия 206
Сизигитес 69
Синхитриум 24, 25
Синцефалис 71
— роговой 71 *
Синцефалэстраум 65 *, 71
Сиробазидиум 335
— кровавый 335
Сиробазидиевые 334, 335
Сирольпидиум 40
Склеродерма 309, 321
Склероклейста 121
Склероспора 42, 47
Склеротиниевые 166, 169
Слеротиния 169, 171
Склероцистис 73
Скопуляриопсис 127
— короткостеблевой 366
Скутеллиния блюдцевидная 189, 190, 190 *
Слизевик многоголовый 7
Слизевики 7, 8
— паразитные 12
— сапротрофные 10
Сморчковые 183
Сморчок 111, 183
— высокий 184
— конический 183, табл. 17
— степной 184, 184 *
— съедобный 183
Сныть 44, 47
Сордариевые 137, 139
Сордария 111 *, 139
— навозная 139
Сотовик круглоголовый 329
— многоячеистый 329
Спарассис 251
Спатулоспора 197
— антарктическая 197
Спатулоспоровые 197
Спермофтора хлопчатника 101, 103 *
Спермофторовые 96, 101, 103 *
Спонгипеллис 229
Спонгоспора 11
Спорагуола 168
Спорыньевые 157, 158
Спородохия 83
Спорынья 157, 159, 163, табл. 13
— паспалюма 163 *
— пурпурная 158, 160 *
Стемонитис 10
Стемфилий 51
Стереум 249 *
— жестковолосый 249, табл. 21
— краснеющий 249
Стереумовые 249, табл. 21
Стефензия 192
Стигматея 213
— конферта 214
Стигматомицес 195
— лимнофоре 196 *
Стилопаге 80, 80 *
Стильбелловые 366, 370
Стиракса 201
Стробиломицес 261
Стробиломицетовидные 260
Строматиния 167
Строматогене 206
Строматосцифа 250
Строфариевые 293
Строфария 293, 295
— полушаровидная 294

— с морщинистым кольцом 294, табл. 30
— сине-зеленая 293, табл. 30
— Хорнеманна 294
Строчок 111, 185
— гигантский 186
— обыкновенный 185, табл. 17
Сфацелия 159
Сфацелома 411
— виноградная 411
Сфероболус 309, 314 *, 315
— звездчатый 315
Сферопеция 176
Сферопсидные 145, 369, 408
Сферотека 128 *, 136
— крыжовниковая 136
Сыроежка 304, 306
— болотная 308
— ельная 308
— жгучеедкая 308
— желтая 307, табл. 35
— золотисто-желтая 308
— ломкая 308
— пищевая 309
— серая 307
— сереющая 307
— сине-желтая 307
— синяя 307
Сыроежковые 156, 225, 304, табл. 35, 36

Т

Таларомицес 118, 121, табл. 8
— Вортмана 122
— желтый 119, 122
— термофильный 122
— Эмерсона 122
Тамнидиевые 70
Тамнидиум 70
Тамномицес 142, 143 *
— Шамиссо 143
Танатефорус огурцовый 245
Талезия 175
Тарихиум 73
Тафрина 104
— деформирующая 104, 105
— малая 106
— миндаля 106
— сливовая 105, 106
Тафриновые 83, 86, 87, 104, 104 *
Телеболовые 189
Телеболус 189
Телеоморфа 83
Телефоровые 222, 228, 245, 254
Телиоспоровые дрожжи 347
Телиоспориомицеты 338
Термоаскус оранжевый 122
Терфезиевые 192
Тиелавиопсис 387
— корневой 387
Тиелавия корневая 388
Тирмания 192
Тиромицес 231
— вяжущий 232
— ломкий 232, 232 *
— опавший 232
Тифула 253

— инкарнатная 253
— клеверная 253
Толкачик 223, 276 *
Томентелла 258
Торрубиелла 157
Трайлия 151
Траншелия 361 *, 362
Траустохитриум 35
— пролиферум 36 *
Тремискус 336
— гельвеллоидный 336, табл. 41
Трехиспора 246, 246 *
— мягкая 246
Тридентария 403
Трикладий 401
Трипосперм 401
Трипоспорина 403
Трипутник 63
Трифрагмиум 360, 360 *
Трихия 8, табл. 1
Трихоболус 189
Трихоглоссум 168
— болотистый 167, 168 *
Триходерма 428, 431
— зеленая 157, 438
Трихокладия 128 *, 136
Трихокома странная 122, 122 *
Трихокомовые 118
Трихолома 268, 269
Трихоломовые 268, табл. 25, 28
Трихомицеты 19, 81, 81 *
Трихопезиза 173
Трихофея скученная 189, 190 *
Трихофитон 115, 116 *
— гипсовидный 117
— персикоцветный 117
Трутовик Вейра 243
— Гартига 243
— изменчивый 238
— Кааяндера 236
— лакированный 239 *, 240
— лисий 242
— ложнощетинистый 243
— ложный 241, 242, 242 *
— ложный осиновый 242
— лучевой 243
— настоящий 235, 236 *
— овечий 244
— окаймленный 157, 236
— осиновый 242
— осиновый ложный 242 *
— плоский 240, 240 *
— розовый 236
— серно-желтый 239, 239 *
— скошенный 241, 242
— чешуйчатый 238
— щетинистоволосый 241, 242, 243
Трутовики 228
Трюфелевые 166, 191, 192 *
Трюфель 191, 191 *
— африканский 193 *, 194
— белый 192, 193 *, 194, табл. 19
— зимний 193, 193 *
— итальянский 193, 193 *
— кавказский 195
— краснеющий 322, табл. 40
— летний 191, 193, табл. 19
— олений 123, 123 *
— перигорский 193, табл. 19
— пьемонтский 193, 193 *
— степной 195
— черный 192, 321

Трюфель черный французский 193, 193 *, табл. 19
Тубария 303
— мелкая 303
— прозрачная 304
— треугольная 304
Тубер 192
Туберкулина кроваво-красная 439
— наибольшая 439
Туберкуляриевые 370
Туберкулярия 151, 365
— обыкновенная 151, табл. 12
Тулостома 325
— бахромчатая 327
— влагалищная 324 *, 325
— волокнистая 327
— желудевидная 327
— зимняя 325
Тулостомовые 314, 325

Удемансиелла 272
— слизистая 272, табл. 28
— широкопластинковая 268, 272, табл. 28
Улеомицес 201
Унцинула 128 *, 134
— ив 134
Урединелла 331, 332
Уроцистис 340
Устилаговые 338
Устулина 142
Устаромицес 64

Ф

Факопсора 362, 363
Фаллюс 312, 314, 316, табл. 37
— красноватый 317
Фаллюсовые 314, 316
Фанерохете золотистый 247
Фарровия 138
Фацидиевые 175, 177, 177 *, 178 *
Фацидиум 176
Феллинуc 243
— буровато-желтый 242
— ржаво-бурый 242, 243
— сливающийся 242
— точечный 242
— черноограниченный 242, 243, 243 *
Феллориния 310, 325, 327
— геркулесовая 327, табл. 38
— шишковатая 310, 311 *, 327
Феолепнота 279, 289
— золотистая 289, табл. 31
Феомаразмиус 303
Феосфериа 209
Фидалоцефала 401
Фибулопория 231
— Донка 231
— кремовая 231, 232 *

Физалоспора 420
— obtusa 420
Физарум 10, табл. 2
Физодерма 27, табл. 4
Фикомицес 70
Филариомицес 196
Филлактиния 127, 128 *
Филлахора 143, 201
— злаковая 143, 143 *
Филлахоровые 143
Филлопор 264
— красно-желтый 264
Филлопория виноградная 241
Филлостиста 415
Фистулиновые 226
Фитофтора 42, 54, 56, 58 *, 60 *, табл. 7
Фитофторовые 60
Фламмулина 268, 271
Флебиопсис гигантский 246
Флегмациум 301
Флеогена 344
— фагинеа 334, 334 *
Фома 416
— корня 416
— Маршала 428
— незначительный 416
— Рострупа 416
— сборный 416
— сосновый 416
— трахеифилия 417
Фомопсис 147, 148, 417
— вексанс 417
— сереющий 418
— цитрусовый 418
Фрагмидиум 359
Фузариум 21, 22, 151
— водопроводный 153
— злаковый 154
— картофельный 153
— ксилариевидный 154
— монилиформный 154
— снежный 155
Фузикладиум 213
Фулиго 7
— септика 153

Х

Халара дубовая 126
Хамигера 121
Хапалопилус 232
— гвездящийся 232, 232 *
Хейлмения 190
Хелостома 201
Хемилея 363
Хетоклядиум 71
Хетомелла 415
Хетоториевые 207
Хетотириум 207
Хистериум 216
Хистерографиум 216
Хитономицес 196
Хитридиевые 16, 23, 25, 26, 26 *, 102
Хитридиомицеты 18, 23
Хитриевые 24
Хоанефора 70
— триспорная 70
Холобазидиомицеты 219
Хроогомфус 268

Ц

Цветохвостник Аргера 318, 329, табл. 37
Целомицес 28, 29 *
Цератиомикса 9
Цератоцистис 83, 111, 124
— бахромчатый 124, 125 *
— буковый 124, 126
— странный 127
Церкоспора 365, 388
— кофейная 390
— свекольная 388
— сельдерея 390
Церкоспороз 389
Церрена 233
— крупная 234
— одноцветная 230, 233
Цианодерма 151
Цианоцефалюм 151
Циатус 309, 314, 315
Цибория 169, 172
Цилиндрокарпон 365, 365 *
— яблоневый 152
Цилиндроспорий 413
— концентрический 413
Цистодерма 279, 288
— амиантинум 288
— зернистая 288
— киноварно-красная 288, табл. 31
— шелушистая 289
Цистопаге 81
Цистоповые 42, 61
Цистопус 42, 62
Цистофилобазидиум 219
— двуспоровый 220
— цитоспора 149
— золотистая 149
— красноватая 149
Циттариевые 180
Циттария 180
— Ганна 181
— Гукера 181
— Дарвина 180 *, 181
Цифелловые 249
Цифеллопсис аномальный 250

Ч

«Черная ножка» 24, 24 *
Чернушка 307
Чесночник 270
Чешуйница древесинная 288
Чешуйчатка 299
— золотистая 299, табл. 31
— обыкновенная 299, табл. 32
— огненная 299
— разрушающая 300
— толстая 300

Ш

Шампиньон 21, 156, 223, 280
— Бернарда 225, 284, табл. 30
— двуспоровый 225, 280, табл. 33

Шампиньон желтокожий 284
— изящный 280, 284
— лесной 224, 280, 284
— обыкновенный 280, 283, табл. 30
— полевой 223, 280, 284
— таблитчатый 284
— травянистый 278
Шампиньоновые 279
Шапочка сморчковая 185
Шаровидковые 414
Шванниомицет западный 99
Шванниомицеты 99
Шизосахаромицет восьмиспоровый 97
— помбе 97
Шизостома разорванная 326
Шизотириацевые 201
Шизофилловые 250
Шиттаке 225
Шишкогриб 261
— хлопьеножковый 261

Э

Экзобазидиум 220
— брусничный 220
Экзобазидиальные 220
Эккриновые 81, 82
Эксидиопсис известковый 335, табл. 41
— левкофеа 335

— серо-коричневый 335
Эксидия 331, 336
— glandulosa 336
— рециза 336, табл. 41
— сахарина 336
Эксципулевые 414
Эктрогелла 35
— бациллярная 36 *
— ликмофора 36 *
Элафомицес 123
— зернистый 123, 123*
— пестрый 124
— сетчатый 124
— угольно-черный 124
Элафомицетовые 112, 123
Эльсиное 200
Эльсиновые 200
Эмерицелла 118, 120
— гетероталличная 121
— лежачая 119, 120
— мелкоморщинистая 121
— четырехлинейная 121
Эмерицеллопсис 118, 122, табл. 8
Эммонсиелла 117
— капсульная 113, 117
Энартромицес 190
Эндогоне 72, 72 *, 224
Эндогоновые 64, 71
Эндодкохлус 80
Эндомикопсис весенний 89
Эндомицес Линднера 89
— Магнуса 89
Эндомицетовые 87, 88
Эндотия 147

— паразитическая 147, 149
Эндофиллум 362, 362 *
Энтеробриус 82
— эlegantный 81 *
Энтомофтора 73
— ризоспора 71 *
— сепулхалрис 74 *
— эхиносперма 74 *
Энтомофторовые 64, 73, 74 *, 78, 79
Энцилия фасцикулярис 75, 174 *
Эокронарциум 333
— мусцикола 333, 333 *
Эпидермофитон 116
Эпихлое 159
— рогозовидная 157, 159, табл. 13
Эремаскус 89
— фертильный 85 *
Эремотециум Энби 102
Эризифе 128, 128 *, 129
— злаковый 128
Эризифовые 127
Эропсис ползучий 119
Эуаскомицеты 87, 109, 110*
Эузодиомицес 196
Эупенициллиум 121
— Брефельда 121
— корковидный 121
— мелкий 121
— Шира 121
Эупероноспора 49
Эуроциевые 112, 117, 118
Эуроциум 120, табл. 8
Эхиноспорангий 68

А

Abortiporus borealis 229
Absidia 69, 70*
— corymbifera 68
— ramosa 68
Acarina 195
Acaulopage 80, 80*
Acellaria 81*, 82
Aceraceae 104
Achaetomiella 138
Achlya 37, 38*
— flagellatae 39
— oblongata 39
— prolifera 39
— radiosa 39
Acrasieae 11
Acremonium 365, 367, 368, 430
— alternatum 212
Actinomucor 69
— elegans 68
Aedes aegypti 78
— dorsalis 78
Aegopodium 204
— podagraria 424
Agaricaceae 279
Agaricales 222, 225, 250, 257, 327
Agaricus 223, 279, 280, 303
— arvensis 280, 284
— augustus 280
— bernardii 225, 280, 284, табл. 30
— bisporus 156, 225, 280, табл. 30
— bitorquis 280, 283
— campester 223, 280, 283, табл. 30
— comtulus 280, 284
— meleagris 280, 284
— silvaticus 224, 280, 284
— silvicola 280
— subperonatus 280, 283
— tabularis 280
— xanthoderma 280, 284
Agonomycetales 369, 425
Alatospora 401
Albatrellaceae 243

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Albatrellus 244
— confluens 244
— ovinus 244
Aleuria aurantia 189
Aleurodiscus amorphus 336
Alisma sp. 340 *
Allium 51
Allomyces 29 *, 30, 31 *, 102
— arbusculus 30, 31
— javanicus 31
— macrogynes 31
Alnaster fruticosa 335
Alnicola 303
Altergaria 401
— alternata 401
Alternaria 368, 392, 392*, 401, 428
— alternata 393, 401
— brassicae 393, табл. 47
— dauci 393
— dianthicola 393
— macrospora 394, 394 *
— oleracea 393
— solani 393, 394, табл. 47
— tenuissima 393
— zinniae 393
Amanita 257, 272, 273, табл. 29
— caesarea 276 *, 277
— caesareoides 277
— mappa 275, табл. 29
— muscaria 222, 275, табл. 29
— — varrumbria 275
— pantherina 274
— phalloides 273, табл. 29
— porphyria 275
— regalis 275
— rubescens 277
— verna 274
— virosa 274, табл. 29
— vittadinii 276, 276 *
Amanitaceae 272
Amanitopsis 223, 276 *, 277
Amauroascus 113, 114
— verrucosus 114
Amblystegium 333
Ambrosiozyma 101, 102 *
Amoebidiales 81
Amorphotheca resinae 387

Ampelomyces quisqualis 440
Amylocystis 230
Amyloporia 230
Auchusa arvensis 355
— officinalis 355
Anemone 361
— ranunculoides 4;4
Anellaria 293
— semiovata 293
— sepulschralis 293
Angelica 209
Anguillospora 402
— longissima 398
Annelophora africana 366
Anomoporia 230, 231
— bombycina 231, 231*
— kamtschatica 231, 231 *
Anopheles 78
Anthracobia melaloma 189
Anthurus archeri 318, 329, табл. 37
— javanicus 310 317, табл. 37
Antrodia 229, 236
— lindbladii 236 *, 237
— serialis 237
— sinuosa 236
Aphanocladium album 440
Aphanomyces 37
Aphanomycopsis 35, 37
— desmidiella 36 *
Aphyllophorales 222, 225
Apiocrea 156
— chrysosperma 151, 156
Aplanes 37, 38 *
Arachniotus 113, 114
— candidus 115
— ruber 115
Arctiomyces warmingii 221
Arcyria 10, табл. 1
Armillaria 429
Armillariellea 269, 270
— mellea 156, 224, 268, 270, 296
Artemia salina 103
Arthroascus 102*
— schoenii 101
Arthrobotrys 365, 366, 403, 403 *
— dactyloides 405
— entomophaga 403, 404

Arthrobotrys oligospora 403

- perpasta 403
- superba 403

Arthroderma 115

Arlicularia 201

Articulospora 402

Aschersonia 436

- aleyrodis 436
- confluens 436
- flava 436
- placenta 436

Ascobolaceae 181, 187

Ascobolus 86, 188, 188*

- geophilus 187
- immersus 188
- magnificus 189
- stercorarius 86, 188

Ascochyta 421

- aquatica 421
- baydii 420
- caulicola 421
- crysanthemi 322
- cucumeris 210, 422, табл. 48
- fabae 421
- pinodes 210, 421
- pisi 421, 421*
- rabiei 210, 421

Ascochyrites 415

Ascoscorine sarcoides 174, табл. 14

Ascodesmis 109, 189 *

- nigricans 188

Ascomycetes 19, 83, 398

Ascomycotina 446

Ascophyllum nodosum 424

Ascopolyporus polychrous 166

Ascosphaera 112

- apis 112, 112*
- atra 112
- proliperda 112

Ascosphaerales 112, 113

Aspergillus 120, 365, 370, 430, 434

- alliaceus 121, 371
- amstelodami 375
- candidus 371
- carbonarius 369, 372
- clavatus 374, 375
- cremeus 371
- effusus 370, 373
- fischeri 371
- flavipes 434
- flavus 364, 371, 372, 373
- flavus-oryzae 372, 434
- foetidus 372
- fumigatus 163, 364, 371, 373, 374, 376*, 434
- glaucus 120, 371, 375
- nidulans 84, 370, 371, 374
- niger 21, 364, 371, 372, 434, табл. 44
- ochraceus 370, 371
- ornatus 371
- oryzae 372
- parasiticus 372, 373
- repens 375
- ruber 375
- sydowii 384
- tamarii 373, 434
- ustus 371, 375
- versicolor 369, 371, 374

Asterinales 201

Asteraceae 343

Asterina 201

- veronicae 199*, 201

Asterinaceae 201

Asterionella formosa 25

Asterodon 241

- furruginosus 241

Asteromassaria macrospora 208 *

Asterophora 304

- lycoperdoides 304
- parasitica 304

Asterostomella 201

Asterostroma medium 251

Astraeus hygrometricus 264, 321, 324, табл. 40

- pteridis 322

Asymmetrica 375, 378, 379

Asymmetrica-Fasciculata 375

Athelioideae 228

Aureoboletus 264

- cramesinus 264

Aurebasidium 203

Auricularia 333

- cornea 334
- mesenterica 333, 334
- polytricha 334

Auriculariaceae 331, 332

Auriculariales 330, 331

Azotobacter chroococcum 378

B

Badhamia 8

Bagnisiella 205

Balansia 158, 158 *

Baletaceae 156

Ballia 197

- hirsuta 197
- scoparia 197

Balsamia 192

Bangia 54

Barya 157, 166

- lichenicola 166
- parasitica 166

Basidiomycetes 19, 217, 224, 398

Basidiomycotina 446

Basidiophora 42, 45, 46, табл. 5

- entospora 43, 46, 47, табл. 5
- kellermanii 46, 47

Batistia annulipes 109

Battarea 310, 314, 325

- phalloides 326, 326 *

Bdellospora 80

Beauveria 433

- bassiana 433, 435
- tenella 433

Bembidion 195

Bertia 166

Betulaceae 104

Biatorella 419

Bipolaris — Cochliobolus 390

Biscogniauxia 142

- marginata 142

Bisporella citrina 174, табл. 14

Biverticillata-symmetrica 375, 378

Bjerkandera 233

- adusta 233

Blastocladia 29*, 30

Blastocladiales 23, 28

Blastocladiella 29*, 30, 102

- emersonii 30

Blastomycetales 369, 405

Blumeriella 413

Boletaceae 225, 258, 260, 264

Boletellus 261

Boletinus 259, 266

- asiaticus 266, табл. 24
- cavipes 266, табл. 24
- lariceti 266
- paluster 266

Boletioideae 260

Boletopsidaceae 228, 244

Boletopsis 228, 244

- subsquamosa 244

Boletus 225, 259, 262, 382

- appendiculatus 262
- bovinus 268
- calopus 262
- edulis 223, 262, 280, табл. 22
- — f. edulis 260
- erythropus 263
- fechtneri 262
- impolitus 262
- junquilleus 262
- luridus 260, 263, табл. 22
- queletii 263
- regius 262
- satanas 260, 263, табл. 22

Bondarzewia 244

- montana 244

Bondarzewiaceae 244

Botryosphaeria 215, 420

- dothidea 215
- festucae 215
- foliorum 215

Botryosphaeriaceae 215

Botrytis 379

- allii 380
- anthophila 380
- cinerea 379, табл. 45
- fabae 381
- narcissicola 381
- tulipae 381

Bourdotia 335

- galzinii 335

Bovista 309, 310, 311, 313, 320, 324

- nigrescens 320, 323, табл. 39
- pila 320
- plumbea 320, 323
- pusilla 324
- radicate 320, 324

Brachinus 195

Brachypodium 143

Bremia 45, 48

- centaurea 48
- lactucae 48, табл. 6
- lamsanae 48
- tulasnei 48

Brettanomyces 407

Brevilegnia 39

Bromelliaceae 202

Bromus 143

Bryopsis 36

Buchwaldboletus 265

Buergenerella biseptata 208 *

Bulgaria inquinans 174

Bullera 406, 406*

- punicea 406

Burenia 107

- inundata 107, 108

Byssochlamys 109, 118, 119

- fulva 119
- nivea 118*, 119

Byssomerulieae 228

Byssosphaeria 208

C

Calcarisporium arbuscula 441

- parasiticum 437

Calocera cornea 337

- viscosa 337, табл. 41

Calonecteria rigidiuscula 155

Caloporaceae 227, 228

Caloporus 227

- taxicola 227

Calostoma 312, 321

- cinnabarina 321, табл. 40
- lutescens 321

Calvatia 309, 311, 316, 319

- candida 324, 330
- cyathiformis 330
- excipuliformis 319, табл. 38
- lepidophora 319
- lilacina 319, 323
- untriformis 319, 323

Camarophyllus 268

- niveus 268

Camarosporium 423

- varium 423, 434*

Campylospora 401

- chaetocladia 401

Candida 98, 101, 320, 347, 365, 408

- albicans 408
- boidinii 408
- frigida 408
- gelida 408
- maltosa 408
- nivalis 408
- slooffii 408
- utilis 408

Cantharellaceae 253

Cantharellula 268

Cantharellus cibarius 253, 253*

Capnodiaceae 202

Capnodiales 202

Capnodium 202

- salicinum 202
- tiliae 202

Carex 209

- physodes 424

Caryophyllaceae 209, 343

Caryospora 208

Catenaria 28, 402

- allomycis 29 *, 30
- anguillulae 30
- sphaerocarpa 30

Catenularia 367

Celomyces 369

Cephalotheca savoryi 109

Ceramium 51, 54

Ceratiomyxa 9

- fruticulosa 9

Ceratocystis 111, 124, 437

- fagacearum 124
- fimbriata 124, 125*
- paradoxa 127

Cercospora 203, 365, 388

- appii 390
- beticola 389
- coffeicola 390
- roesleri 389
- sessilis 389
- vitiphylla 389
- vitis 389

Cerinomyces 337

Ceriosporiorpsis halima 86

Ceroseptoria 203

Cerrena 233

- maxima 234
- anicolor 230, 233

Cetrarie islandica 447, табл. 56

Chaetocladium 71

Chaetomella 414 * 415

Chaetomiaceae 138

Chaetomidium 138

Chaetomium 111, 138, 138 *, 430

- cochlioides 138
- globosum 138
- murorum 138
- zopfii 138

Chaetothyriales 207

Chaetothyrium 207

- babingtonii 207

Chalara quercina 126

Chalciporus 266

Chamaenerium 204

Chaoborus 78

Chara 55

Cheilymenia 190

Chionaspis salicis 332

Chitonomyces 196

- atricornis 196*

Chlamydotus meyenianus 326*, 327

Chlorococcum 55

Chlorophyllum 279, 288

- molybdites 288, табл. 31

Choiromyces 191, 192

- meandriformis 192, 193 *, 194

Choanephora 70

- trispora 70

Chroogomphus 268

Chrysomyxa 345

- abieties 353 *, 354
- deformas 354
- ledi 354

Chrysopa ventralis 433

Chrysosporium 430

Chytridiales 23

Chytridiomycetes 18, 23, 398

Ciboria 169, 172

- amentacea 172
- betulae 172
- caucus 172

Cicinnobolus 415

Cilindrosporium hiemale 178

Cimex lectularius 434

Circenella 69

Cintractia 340

Cistus 194

Cladobotryum dendroides 156

- varium 156
- verticillatum 441

Cladochytrium 26 *

- tenue 27

Cladophora 55

Cladosporium 203, 207, 366, 368, 385, 385 *

- cucumerinum 387
- fulvum 387, табл. 47
- herbarum 386, 387
- macrocarpum 386
- resinae 387
- — f. avellaneum 387
- — f. resinae 387

Clastoderma debaryanum 7

Clathrospora triseptata 208 *

Clathrus 310, 312, 314

- ruber 310, 317, табл. 37

Clavaria 252

Clavariaceae 222, 223, 251

Clavariadelphus 252, табл. 21

- junceus 252
- truncatus 252, 252*

Clavariopsis 399

- aquatica 398, 399, 401

Clavatospora 399

- longibrachiata 399, 402

Claviceps 86, 157, 159, табл. 13

- paspali 162, 163 *
- purpurea 158, 160 *, 374

Clavicipitaceae 158

Clavicipitales 157

Climacium 333

Clithris 176

- quercina 177, 177 *

Clitocybe 268, 271

- cerussata 269
- dealbata 269
- gibba 269, 271
- nebularis 269, 271
- odora 271

Coccodothis sphaeroidea 202

Coccoidea 201

Coccoidella 203

Coccoomyces 176, 177

- coronatus 177
- hiemalis 177

Coccophacidium 176

- pini 177, 178 *

Cochliobolus mijabeanus 392

- sativus 84, 391

Cochlonema 80 *

Coelomomyces 28, 29 *

- punctatus 28

Cokeromyces 70

Coleosporium 353

- campanulae 354 *
- pulsatillae 354

Collembola 402, 403

Colletotrichella 215

Colletotrichum 367, 409

- coccodes 411
- gloesporioides 411
- lagenarium 410, табл. 47
- lindemuthianum 409, 410 *, табл. 47

Collybia 269, 270

- cirrhata 269
- confluens 268, 270
- cookei 269
- dryophila 269, 271

Coltricia 241, 242

- cinnamomea 242
- perennis 241, 242

Comoclathris planispora 208 *

Conidiobolus 74

Coniophora 248

- cerebella 248
- puteana 248, табл. 22

Coniophoraceae 222, 224, 248

Coniophorella 248

Coniosporium 216

Coniothyrium 415, 419, 436

- concentricum 420
- diplodiella 420, 420 *
- fuckelii 420
- lichenicolum 420
- minitans 438
- piricolum 435, 436 *
- vagabundum 209

Cookella 201

- microsporica 201

Cookellaceae 201

Coprinaceae 289

Coprinus 223, 289

- atramentarius 290, 291, табл. 32
- comatus 290, 291, табл. 32

Coprinus disseminatus 289, 291
 — domesticus 290, 291
 — micaceus 290
 — plicatilis 290, 291
 — radians 290
 — sterquilinus 290
 Coprobria 190
 — granulata 190
 Cordyceps 110, 123, 157, 164, 435
 — capitata 158, 164, 165 *
 — clavicipitica 164
 — clavicipitis 159, 164
 — clavulata 435
 — elongata 164
 — gunnii 158
 — militaris 158, 164
 — ophioglossoides 158, 164, 165 *
 — paludosa 158
 — sinensis 164
 — tuberculata 164
 Coregonus peled 399
 Coriolus 234
 — cervinus 223 *, 234
 — hirsutus 234
 — versicolor 234, 234 *
 Corollospora 401
 Corticiaceae 245
 Cortinariaceae 300
 Cortinarius 301
 — alboviolaceus 301
 — alpinus 301
 — arcticus 301
 — esculentus 302
 — hinnuleus 301
 — infractus 301
 — largus 301
 — nigricans 301
 — sanguineus 301
 — traganus 300 *, 301
 — triumphans 301
 — varius 300 *
 Coryneum 20 *, 410 *
 Craterellus cornucopioides 354
 Crepidotaceae 303
 Crepidotus 303
 — calolepis 303
 — mollis 303
 Cribaria 8
 Cronartium 352, 353
 — asclepiadeum 353
 — flaccidum 354
 — quercinus 354
 — ribicola 352
 Crucibulum 309, 310, 315, табл. 38
 — laeve 315, табл. 38
 Cryptococcaceae 306, 407
 Cryptococcus 220, 334, 407
 — albidus 407
 — gilvescens 407
 — laurentii 407, табл. 8
 — neoformans 219
 — terreus 407
 — terricolus 407
 — vishniacii 407
 Cryptomyces 176
 — grandis 177
 — maximus 176
 — pteridis 177, 178 *
 Ctenomyces 144
 — serratus 114
 Cucurbitaria 208, 211, 422
 — elongata 211
 — caraganae 211, 212 *
 — occulta 211
 — rhamni 211
 — ribis 211
 Cucurbitariaceae 208
 Cudonia circinans 168
 Culex annulatus 78
 — nemorosus 78
 — pipiens 77
 Cunninghamella 71
 — echinulata 65 *
 Cunninghamellaceae 71
 Curvularia 368
 Cyanocephalum 151
 Cyathicula 174
 — cyathoidea 174
 Cyathus 309, 314, 315
 — olla 315, 315 *
 — striatus 315, табл. 38
 Cyclomyces 241
 Cylandrocarpon 151, 365
 — mali 153
 Cylandrosporium 413
 — concentum 413
 — sp. 410 *
 Cymadothea 203
 Cynanchus vancetoxicum 353
 Cynicomyces gutturalis 95
 Cyperaceae 343
 Cyphellaceae 249, 250
 Cyphellopsis anomala 250
 Cystidiophorus castaneus 227
 Cystoderma 279, 288
 — amianthinum 288
 — carcharias 289
 — cinnabarinum 288, табл. 31
 — granulatum 288
 Cystotilobasidium 219
 — bisporidiis 220
 — capitatum 220
 Cystopaceae 42, 61
 Cystopage 80
 Cystopus 42, 61, 62
 — bliti 63
 — candidus 61, 62, 63, табл. 6
 — portulacae 63
 — swertiae 63
 — tragopogonis 63
 Cytospora 149, 367, 418
 — chrysosperma 149
 — rubescens 149
 — schulzeri 418, 419 *
 Cyttaria 180
 — darwinii 180 *, 181
 — gunnii 181
 — hariottii 181
 — hookeri 181
 Cyttariales 180

D

Dacrymyces 333, 337
 — diliquescens 337, табл. 41
 Dacrymycetaceae 337
 Dacrymycetales 330, 337
 Dacryopinax spathularia 333, 337
 Dactylaria 403, 403 *
 — candida 404
 Dactylella 402
 Daedalea 237
 — dickinsii 237, 237 *
 — quercina 237, 237 *
 Daedaleopsis confragosa 234
 — — f. rubescens 235

— — f. sibirica 235
 — — var. tricolor 235
 Daldinia 142
 — concentrica 142
 Darluca 415
 — filum 436, 439 *
 Debaryomyces 94, 96, 99
 — cantarellii 99
 — formicarius 99
 — hansenii 99
 Deightoniella 368
 Dekkera 507
 Delphinella 205
 — balsameae 206
 — sorbi 206
 — strobiligena 206
 Dematiaceae 370, 430
 Dendrosphaera 117
 — eberhardtii 117
 Dendrosphaeraceae 113, 117
 Dermateaceae 175
 Dermocybe 301
 Deuteromycetes 19, 224, 364
 Deuteromycotina 446
 Diaporthaceae 145
 Diaporthales 145, 417
 Diaportha 147
 — ambigua 147, 148
 — cinerescens 418
 — perniciosa 147, 147 *, 148
 — vexans 147, 148
 Diaspidinae 435
 Diaporthaceae 145, 147
 Diatrypaeae 144
 Diatrypales 144
 Diatrype 144, 144 *
 — disciformis 144
 Dichliomyces 114
 — microsporus 114
 Dichomyces 196 *
 Dichostereaceae 251
 Dictyocephalos attenuatus 325
 Dictyonema 247
 Dictyophora 310, 317
 — duplicata 310, 317, табл. 37
 Dictyostelium discoideum 11, 12 *
 Dictyuchus 37, 38 *
 — monosporus 39
 Diderma alpinum 9
 Didymella 208, 210, 416
 — applanata 210
 — bryoniae 210, 422
 — cannabis 210
 — exigua 210
 — pinodes 210, 421
 — proximella 210
 — quercina 210
 — rabiei 210
 Didymium 8
 — nigripes 8, 9
 Didymosphaeria 208, 209, 422
 — acerina 209
 — conoidea 209
 — diplospora 209
 — minuta 209
 — peltigerae 209 *
 Dimargaritaceae 71
 Dimorphospora 402
 Dinemasporium 414, 419
 Diplocarpon earlianum 412
 — mespili 413
 — rosae 411
 Diplodia 20, 415, 422
 — cannabines 423
 — herbarum 422

Diplodiariubi 209
 — thallasi 422
 — zeae 422, 423 *
 Diplothea 200
 Dipodascaceae 87, 88
 Dipodascus 88, 99
 — aggregatus 88
 — albidus 88, 88 *
 — uninucleatus 88
 Diperta 434
 Discella 414 *
 Discina ancilis 186, табл. 16
 Disciseda 313, 324
 — bovista 324 *, 325
 — calva 325
 — candida 324
 Discosphaerina 203
 Doassansia 340, 343, 346
 — alismatis 340 *
 Doassansiopsis 340, 346
 — hydrophila 340 *
 Dothichiza 206, 419
 — ferruginosa 419
 — pityophila 206
 — populea 419
 Dothidea 203
 Dothideaceae 203
 Dothideales 202
 Dothidotea 215
 Dothiora 205
 Dothioraceae 205
 Dothiorella quercina 437
 Drechslera — Pyrenophora 390
 Drepanopeziza ribis 411
 Dunemasporium gramineum 419
 Dyctyodotis 203

E

Eccrinales 81, 82
 Echinosporangium 68
 — transversalis 65 *
 Echinostelium minutum 7
 Eciton 195
 Ectrogella 35
 — bacillariacearum 36 *
 — licmophora 36 *
 Elaphomyces 123
 — anthracinus 124
 — granulatus 123, 123 *
 — reticulatus 124
 — variegatus 124
 Elaphomycetaceae 123
 Elaphomycetales 112, 123
 Elsinoaceae 200
 Elsinoë 198, 200
 — ampelina 200, 411
 — canavaliae 200
 — fawsetii 200
 — piri 200
 — rosarum 200
 — veneta 200
 Emericella 118, 200
 — heterothallica 121
 — nidulans 84, 119, 120
 — quadrilineata 121
 — rugulosa 121
 Emericellopsis 118, 122, табл. 8
 — glabra 123
 — minima 123
 — terricola 123

Emmonsella 131
 — capsulata 113, 117
 Enarthromyces 196
 Encoelia fascicularis 174 *, 475
 Encoelioidae 174
 Endocochlus 80, 80 *
 Endogonales 64
 Endogone 72, 72 *, 88, 224
 — lactiflua 73
 — malleola 73
 — pisiformis 73
 — sphagnophila 73
 Endogonales 71
 Endomyces 89
 — decipiens 87, 89
 — geotrichum 89
 — lindneri 89
 — magnusii 86, 89
 Endomycetaceae 87, 88
 Endomycetales 83, 87
 Endomycopsis 89
 Endophyllum 362
 — euphorbiae-silvaticae 362
 — sempervivi 362, 362 *
 Endotichum agaricoides 328 *, 329
 Endothia 147
 — parasitica 110, 147, 149
 Endromycopsis vernalis 89
 Enterobryus 82
 — elegans 81 *
 Entomophthora 73
 — aulicae 77, 79
 — coleopterorum 76
 — conglomerata 77
 — coronata 74, 76, 79
 — echinosperma 74 *
 — echinospora 76
 — erupta 74, 75
 — exitialis 79
 — fresenii 75, 76
 — grylli 74, 78
 — muscae 77, 78
 — rhizospora 74 *
 — sepulchralis 74 *
 — sphaerosperma 73, 75, 76
 — sp. 78
 Entomophthoraceae 73
 Entomophthorales 64, 73
 Entomosporium 412
 — maculatum 410 *
 — mespili 412
 Entorrhiza 343
 Entyloma 343, 346
 Eocronartium 333
 — muscicola 333, 333 *
 Epichloe 159
 — typhina 157, 159, 440, табл. 13
 Epidermophyton 116
 Epilobium 204
 Equisetum 209
 Eremascus 89
 — fertilis 85 *
 Eremothecium 101
 — ashbyi 87, 102
 Erineophilus minor 132
 Eremascus 89
 Erysiphales 127
 Erysiphe 128, 128 *
 — cichoracearum 129, 130, 135, 137
 — — f. cucurbitacearum 129
 — graminis 128

F

Fagaceae 104
 Fagus 207
 Farrowia 138
 Fellomyces 407
 Fenestella 208
 — princeps 208 *
 Fucus carica 401
 Fibuloporia 231
 — cremea 231, 232 *
 — donkii 231
 Filariomyces 196
 Filobasidiaceae 219
 Filobasidiella 219, 407
 Filobasidium 219
 — capsuligenum 220
 — floriforme 220
 — neoformans 219
 — — var. bacillisporus 220
 — — var. neoformans 220
 — uniguttulatum 220
 Fistulina 226
 — hepatica 227
 Fistulinaceae 226
 Flagellospora 402
 Flammulina 268, 271
 — velutipes 268, 271
 Fomes fomentarius 235, 236 *
 Fomitoidae 228

Fomitopsis 236
— annosa 429
— cajanderi 236
— pinicola 157, 236
— rosea 236
Formica rufa L. 99
Fuligo 7
— septica 153
Funaria hygrometrica 294
Fungi imperfecti 364
Fusarium 151, 365, 395, 398, 428, 429, 430, 432
— agueductum 153
— avenaceum 396, 397
— culmorum 396, 397
— gibbosum 396
— graminearum 154, 397
— heterosporum 396, 398
— javanicum 396
— moniliforme 154, 397
— nivale 155, 396, 397, табл. 46
— oxysporum 374, 397, 428
— sambucium 398
— semitectum 396
— solani 84, 153, 396, 397
— — var. coeruleum 397
— sporotrichiella 397, 398
— — var. sporotrichioides 398
— xylarioides 154
Fusicladium 213
— dendriticum 213
Fusicoccum 215

G

Galerina 274, 301, 303
— marginata 303
— sideroides 303
Galeropsis 239
— candida 330
— cyathiformis 330
— desertorum 329 *
Ganoderma 240
— applanata 20
— applanatum 240, 240 *
— lucidum 240, 239 *
— resinaceum 240, 240 *
Ganodermataceae 240
Gastrosporiales 314, 325
Gastrosporium simplex 325
Gautieria 313
Gautieriales 314
Geastrum 309, 311, 321, 312 *, 320, 324
— badium 312 *, 324
— campestre 312 *, 324
— coronatum 312 *, 320
— floriforme 324
— fornicatum 312 *, 320
— minimum 312 *, 312, 324
— nanum 324
— pectinatum 312, 321
— quadrifidum 312 *
Gelasinospora 86, 140
— autosteria 140
— cerealis 140
— tetrasperma 140
Geoglossaceae 617
Geoglossum 111, 168
Geolegnia 39

Geopyxis cacabus 181
— carbonaria 190, 190 *
Geotrichum 366
— candidum 89
Gibbera 213
— caespitosa 215
— elegantula 214
— myrtilli 214
— niesslii 214
— pseudotthia 214
— pulchella 215
— ramakrischmmani 214
— symphoricarpi 215
— vaccinii 214, 215, 215 *
Gibberella 151, 153
— fujikuroi 153
— xylarioides 154
— zeae 154, 397
Gibberidea visci 208 *
Gleophylloideae 228
Gliocladium roseum 438
Gloephyllum 229, 237
— abietinum 237, 238 *
— sepiarium 236
— trabeum 238
Gloeoporus 230, 232
— dichrous 232
— pannocinctus 233
Gloeosporidiella 411
— ribis 41
Gloeosporium 200
— ampelophagum 200
— fructigenum 148
— nervisequum 147
— quercinum 147
— tiliae 147
— venetum 200
Glomerella 147
— cingulata 147, 148, 411
— lindemuthiana 147
Gloniopsis 216
Glonium 216
— stellatum 215, 216 *
Gnomonia erythrostoma 145, 146, 440
— leptostyla 145, 146, 146 *, 412, табл. 11
— quercina 147
— tiliae 147
— ulmea 145
— veneta 145, 147
Gnomoniaceae 145
Comphidiaceae 267
Gomphidius 268
— glutinosus 268, табл. 26
— roseus 268
Gonapodya 32, 33, 33 *
— silignaeformis 33
Gonatobotrys 365
— simplex 437
Gonatobotryum fiscum 437
Gonatorrhodiella highlii 438
Goryneum 412
Graphium 125, 368
Grifola 244
— frondosa 244
— umbellata 244
Guignardia alnea 215
— angulata 215
— bidwellii 215
— carpinea 215
— discochora 215
— socia 215
Guilliermondella 102 *
— selenospora 101

Gymnoascaceae 114
Gymnoascus 114
— reessii 114, 115 *
Gymnoconia 362
— peckiana 362
Gymnosporangium 358, табл. 42
— clavarieformae 359
— juniperinum 359
— sabinae 358, табл. 42
— tremelloides 358
Gyoerffiyella 402
Gyrodon 267
— lividus 267, табл. 24
Gyrodonoideae 261
Gyromitra 111, 185
— esculenta 185, табл. 17
— gigas 186
— infula 186, 186 *
Gyrophramium 328
— delilei 328
Gyroporoideae 261
Gyroporus 266
— castaneus 266, табл. 24
— cyanescens 266

H

Halonectria 151
Halosphaeria 401
Halosphaeriaceae 141, 150
Hamigera 121
Hanseniaspora 100, 407
— apiculata 93
Hansenula 96, 98
Hapalopilus 232
— nidulans 232, 232 *
Hapalosphaeria deformas 415
Harpellales 81, 82
Harposporium 402
Hebeloma 302
— crustuliniforme 301, 302
— fastibile 302
— longicaudum 301
Helianthemum 194
Helicobasidium 333
— purpureum 333
Helicodendron 207
Helicogloea 333
— farinacea 333
— lagerheimii 333
Helicostylum 70
— pulchrum 70
Heliscus 402
— lungdunensis 399
Helminthosporium 20*, 367, 390. 390* 391 *, 429
— avenae 390
— carbonum 391
— gramineum 390
— maydis 391
— oryzae 390, 391
— sativum 84, 390, 391
— sp. 211
— vaccinii 215
— victoriae 391, табл. 47
Helomyza gigantea 194
— pollida 194
— tuberivora 194
— ustulata 194
Helostoma 201
Helotiales 166

Helvella 185
— crispa 185
— lacunosa 185, табл. 17
Heliellaceae 183, 185
Hemiascomycetidae 86
Hemileia 363
— vastatrix 363
Hemimyriangium 199
Hemitrichia clavata 9
Hendersonia 423
— foriorum 423
— mali 423
Heptamera obesa 208 *
Hericiaceae 254
Heridium alpestre 254
— coralloides 254
Herpotrichiella 207
— moravica 207
Herpotrichiellaceae 207
Heterobasidiomycetidae 219, 330
Heterobasidion 230, 236
— annosum 224, 236, 236 *, 247
Hexagonia 235
— hydroides 235, 235 *
— tenuis 235, 235 *
Hirsutella 435
— gigantea 435
— neovolkiana 435
— thompsonii 435
Histoplasma capsulatum 117
Hloeosporidiella 411
Holobasidiomycetidae 219
Homoptera 434
Homostegia 215
Hormonema 206
Humaria 189
— hemispha erica 190, 190 * ,
Hyaloscyphaceae 172
Hydnaceae 222, 254, 335
Hydnullum 255
— aurantiacum 256
— compactum 255
— ferrugineum 255 *, 256
Hydnochaete 241
Hydnotrya tulasnei 195
Hydnum repandum 254
Hydrocybe 301
— miniata 268
Hygrophoraceae 268
Hygrophoropsis 267
— aurantiaca 267
Hymenochaetaceae 228, 240
Hymenochaete 241
Hymenogaster 312
— verrucosum 322
Hymenogastrales 314, 322
Hymenoptera 434
Hymenoscyphus 174, 401
— calyculus 174
— caudatus 166, 174
— herbarum 174
— salicellum 174
— scutula 174
Hymenostilbe 435
— lecanicola 435
Hypericum 204
Hyphochytriales 28
Hyphochytrium peniliae 28
Hypholoma 295
— capnoides 296
— fasciculare 296, табл. 31
— marginatum 293, 295
— sublateritium 296, табл. 31
Hyphomycetales 369, 370
Hyphomycetes 369

Hypnum 333
Hypocrea 150, 157
— pulvinata 157, табл. 12
— rufa 84, 151 *, 157
Hypocreaceae 157
Hypocreales 110, 150
Hypocrella 436
— javanica 158
Hypoderma 179
— brachysporum 180
— rubi 180
Hypoderrella sulcigena 179, 179 *
Hypomyces 155
— aurantius 156
— lactifluorum 156
— odoratus 156
— rosellus 156
Hypomycetaceae 150, 155
Hypoxylon 142
— coccineum 142
— fuscum 142
— mammatum 142
— unitum 142
Hysterangiales 314, 322
Hysterangium nephriticum 322
Hysteriaceae 215
Hysterium 216
— angustatum 216
Hysterographium 180, 216
— bilorme 216
— curvatum 216
— elongatum 180, 216
— fraxini 180, 216
Hysterostomella 202
— guaranitica 202

I

Ianata 428
Incrustoporia nivea 233, 233 *
Inocybe 301, 302
— caucasica 301
— fastigiata 301, 302
— jurana 302 *
— obscura 301
— patouillardii 302
Inoloma 301
Inonotopsis 341
Inonotus 243
— cuticularis 242
— hispidus 241, 242, 243
— obliquus 241, 242
— pseudohispidus 243
— radiatus 242, 243
— rheades 242
— tamaricis 243
— weirii 243
Iodophanus 191
— carneus 191
Ips 126
Iris 204, 209
Irpex lacteus 230
Isoptera 434
Isopyrum 355,

J

Junghunia separabilima 233, 233*
Juniperus 202

K

Kabatia 215
Karstenula 208
Keissleriella 208
Keisslerina 206
— morawica 206
Kickxellaceae 71
Kloeckera 100, 406, 407
Kluyveromyces 96 *, 98
— marxianus 98
Kuehneromyces mutabilis 225, 296. 297, табл. 32

L

Laboulbenia 195
— vulgaris 196 *
Laboulbeniales 83, 195
Laboulbeniomycetidae 87, 195
Laccaria 271
— laccata 269, 271
Lachnellula 173
— calyciformis 173
— pini 173
— suecica 173
— willkommii 173
Lachnum 172
— bicolor 173
— clandestinum 173
Lactarius 156, 223, 304
— deliciosus 224, 304, табл. 36
— flexuosus 305
— necator 304, 305
— piperatus 304, 305
— pubescens 305
— resimus 305
— rufus 304, 305
— sanguifluus 304
— scrobiculatus 305, табл. 35
— torminosus 306, табл. 35
— vellereus 304, 306
Laetiporus sulphureus 239, 239 *
Lagena 40
— radiculola 41, 42 *
Lagenidiales 35, 40
Lagenidium 40, 42 *
— giganteum 40
— humanum 40
Lamproderma carestiae 9
Langermannia 319
— gigantea 309 *, 310, 319
— walbergii 320
Lasiobelonium corticale 172
Lasiobotrus 203
Lasiosphaeriaceae 138
Laurus 201
Lecaniinae 434
Lecanostrieta 203
Leccinum 225, 259, 261
— aurantiacum 224, 261, табл. 22
— chromapes 262
— extremiorientalis 261
— griseum 261
— nigrescens 261
— oxydabile 261
— scabrum 224, 261, табл. 22
— — f. rotundifoliae 259
— subglabripes 262
Lembosina 201
— quercina 201

Lemonniera 402
— aquatica 398, 402
Lentinus 257
— edodes 225
Lenzites 234
— betulina 234
— elegans 234, 235 *
Lenzitopsis 244
— oxycedri 244
— fragilis 10, табл. 2
Leotiaceae 173
Lepidella 276
Lepidoderma granuliferum 9
Lepidoptera 434
Lepiota 257, 279, 286
— acutesquamosa 287, табл. 30
— brunneo-incarnata 287
— castanea 287
— clypeolaria 287, 288
— cristata 287, табл. 30
— helveola 287
— lignicola 288
— scobinella 287
Lepraria 416
— aeruginosa 446
— candelaria 446
— chlorina 446
Leptolegnia baltica 39
— marina 39
— pontica 40
Leptomitales 35, 40
Leptomitus 40, 40 *
— lacteus 40
Leptosphaeria 208, 416
— acuta 209
— doliolum 209
— lebanoti 417
— vagabunda 209, 209 *
Leptosphaeriaceae 208
Leptosphaerulina 206
— myrtillina 206, 207
— trifolii 207
Leptosporomyces 401
Leptostromaceae 414
Leptothyrium 419
— juglandis 419
— medium 419
— pomi 419, табл. 48
Leptotrochila 175
— medicaginis 175
Laucopaxillus 268, 272
— candidus 268
— giganteum 272
Leveillula 127, 128 *, 135
— leguminosarum 135
— malvacearum f. gossypii 135
— saxaouli 135
— solanacearum 135
— umbelliferarum 135
Libertella disciformis 144
Lichenes 443
— imperfecti 446
Lichenophoma 415
Lichenosticta 415
Licmophora 23
Liliaceae 343
Limacella 272
Lipomyces 99, 100 *
— kononenkoae 99
— lipofer 99
— tetrasporus 99
Liroa 340
— emodensis 339 *
Loculoascomycetidae 87, 198
Lojkonია 208

Lonicerae 134
Lophodermium 178, 179
— juniperinum 179
— macrosporium 179
— maculata 179
— melaleucum 179
— nervisequium 179
— oxycocci 179
— pinastri 178, 179, 179 *, 180
Lunulospora curvula 402
Lycogala epidendrum 9
Lycoperdales 313, 314, 316, 318, 329
Lycoperdon 311, 312, 313, 316, 318, 321, табл. 40
— acuminatum 319
— echinatum 316, табл. 39
— molle 319
— perlatum 309, 318, 329, табл. 39
— pyriforme 309, 316
— pusillum 318
— umbrinum 319
Lycopus americanus 27
Lycordon 321, табл. 40
Lyophyllum 269, 272
— atratum 269
— decastes 272
— ulmarium 272

M

Macrochytrium 26 *
— botrydioides 26, 31
Macrolepiota 279, 285
— excoriata 285
— procera 285
— pullaris 286
— rhacodes 286
Macrosporium 431
Macroventuria 206
Magnaporthe grisea 385
Marasmius 268, 270, табл. 26, 28
— oreades 268, 269, 270
— scorodoniui 270
Marssonina 411
— fragariae 411
— juglandis 146, 412
— populi 411
— rosae 411
— sp. 410 *
Massaria 208
— inguinans 208 *
Massarina 401
Massospora 73, 76
— cicadina 74
Mastigomycotina 446
Melampsora 350
— allii-populina 352
— lini 350, 351 *
— pinitorqua 351
Melampsoraceae 352
Melamsporidium 352
— betula 352
Melanconiales 145, 369, 408, 409
Melanconium 411
— fuligineum 410 *, 411
Melandrium album 343
Melanodothis 203
Melanogaster 312, 313, 322
— ambiguus 323
— broomeianus 313, 323
Melanogastrales 314, 322
Melanoleuca 268, 272

— melanoleuca 272
Melanoma 208
Melanospora 139, 139 *
— parasitica 433
Melanosporaceae 139
Meria 402
Meripilus 244
Meruliopsis taxicola 247, табл. 21
Metarrhizium anisopliae 433, 435
Metschnikowia 101, 103
— australis 103
— krissii 103
— lunata 103
— pulcherrima 103, 103 *
— reukaufii 103
— zobellii 103
Microascales 112, 124
Microascus 111, 124, 124 *
— cinereus 127
— manginii 127
— trigonosporus 127
Microcyclus 203
Microdiploclites 415
Microglossum 168
— fumosum 168
— rufum 168
Micronectriella 151, 155
— nivalis 155
Microomphale 268
Microporus luteus 229
Microsphaera 128 *, 133, 136
— alphetoides 133, 134, табл. 9
— berberidis 134
— betulae 134
— grossulariae 134
— hypophylla 133, 134
— juglandis 134
— lonicerac 134
— palczewskii 136
Microsporium 116, 116 *
— ajelloi 117
— cookei 117
— ferrugineum 117
— lanosum 117
Microstoma 182, 201
— protracta 182 *
Microtiriacystis 20 *
Miladina 401
Mitrula paludosa 167 *, 174
Mollisia 401
— cinerea 175
Monacrosporium 403, 403 *
— cionopagum 403
— ellipsosporum 404
Monascostroma 206
— innumerosa 206
Monascaceae 113
Monascus 113
— purpureus 113
— ruber 113
Monilia 170
Monilinia 169, 170
— cinerea 171
— fluctigena 171
— ledi 171
— urnula 170
Moniliaceae 370
Monoblepharella 32, 33
— taylori 33
Monoblepharidales 23, 31
Monoblepharis 31, 32 *, 33
— insignis 32
— macrandra 32
— ovigera 33
— prolifera 33

Monoblepharis reginens 33
Monoverticillata 375, 376, 377, 431
Montagnea 325, 327, 328
— arenaria 326 *, 328
Morchella 111, 183
— conica 183, табл. 17
— elata 184
— esculenta 183
— steppicola 184, 184 *
Morchellaceae 183
Mortierella 66 *, 67, 430
Mortierellaceae 67
Mucor 69
— circinelloides 68
— hiemalis 430
— petrinsularis 65 *
— pusillus 68, 430
— racemosus 68
— ramannianus 69, 430
— sinensis 68
Mucoraceae 68
Mucorales 64, 139
Muellerites juniperi 208 *
Multiclavula 252
— vernalis 252
Muscidae 259
Mutinus 317
— caninus 317, табл. 37
— ravenelii 317
Mycelia sterilia 425
Mycena 269, 271, табл. 28
— alcalina 271
— haematopus 271
Mycenastrum corium 313, 324, табл. 40
Mycetophilidae 259
Mycocentrospora 401, 402
— acerina 401, 402
Mycocitrus 150
— aurantius 151 *, 157
Mycogone perniciosa 441
— rosea 441
Mycomalus bambusinus 166
Mycosphaerella 203, 413
— allicina 203, 204 *
— angulata 204
— arachidis 204
— aurantiorum 204
— aurea 204
— brassicicola 204
— cruciferae 203
— erilobii 204
— fragariae 203, 204, табл. 20
— fumaginea 204
— gibelliana 204
— grossulariae 204
— hyperici 204
— ikedai 204
— iridis 204
— linorum 204, 205
— oryzae 204
— personata 204, 205
— phaseolicola 204
— pomi 204
— punctiformis 203, 204 *
— ribis 204, 205
— ribi 205
— sentina 203, 204
— theae 204
— umbelliferae 203
Mycosphaerellaceae 415, 423
Mycocytrinx 340
— nonveilleri 339 *
Mycota 14, 293

Mycrothyriaceae 415
Myriangiaceae 199
Myriangiales 198
Myriangium 199
— duriaei 199
Myridae 74
Myriogonium odontiae 89
Myriostoma coliforme 324, табл. 38
Myrothecium 367
— verrucaria 433
Myxarium 301
Myxomycota 6,7
Myxotrichum 114, 115 *
— chartarum 115
Myzocytrium 41, 402
— proliferum 41

N

Nadsonia 94, 96, 100
— commutata 100 *, 101
— fulvescens 100, 100 *
Nanizzia 115
— incurvata 116
Nathofagus 180
Naucoria 303
— subvelutina 301
Nectria 150, 151, 401, 418
— auraniticola 153
— candicans 153
— cinnabarina 151, 440
— episphaeria 153
— flammea 153
— galligena 152
— haematococca 84, 153
— junqueri 153
— violacea 153
Nectriaceae 151
Nectrioidaceae 414
Nectriopsis 151
Nematoclonus 402
Nematospora 101
— coryli 102
— lycopersici 103
— phaseoli 103, 103 *
Neosartorya 118, 121, табл. 9
— fischeri 119, 121, табл. 9
Neovossia indica 345, 345 *
Neurospora 86, 121, 140, 374
— crassa 140
— sitophyla 140
Nicotiana 130
— tabacum 130
Nidularia 309, 310, 312, 315
— pulvinata 315
Nidulariales 310, 314, 315
Nitella 55
Nodulosphaeria derosa 208 *

O

Ochropsora 361
— sorbi 361, 361 *
Octaviania 322
— stephensii 322
Odontia 89
Oedocephalum 365
Oidiodendron 366
Oidiopsis 135

Oidium passerinii 132
— petuniae 130
— tabaci 130
— tuckeri 134
Opidiopsis 41 *
— saprolegniae 41
Olpidium 23
— allomycetos 24
— brassicae 23, 24, 24 *
— endogenum 24
— entophytum 24
— nematodeae 24
— rhizophlyctidis 24
— rotiferum 24
— trifolii 24
— viciae 24
Omphalina 269, 272
— ericetorum 272
Omphalospora 203
Onnia 241, 242
— tomentosa 242
— triqueter 241
Onygena 113
— corvina 114
— equina 113, 114*
Onygenaceae 113
Onygenales 112, 113
Oomycetes 19, 35, 398
Ophiobolus 211
— acuminatus 208 *
— affinis 212
— bardanae 212
— erythrosporus 212
— fruticum 212, 213 *
— graminis 212, табл. 20
— herpotrichus 212
— origani 212
— porphyrogonus 212, 416
— rubellus 212
— rudis 212
— ulnosporus 212
— vulgaris 212
Ophiostoma 83, 124
— ips 126
— minor 126
— piceae 126
— pilifera 126
— ulmi 124
Ophiostomaceae 124
Orbilvia 401
Ornithogalum 356
Orthoptera 434
Ostracoderma 187*
Otidea 190
— leporina 190
— onotica 190
Ottia 422
Oudemansiella 272
— mucida 272, табл. 28
— platyphylla 268, 272, табл. 28
Ovularia 203
Oxalis 357
Oxyporus populinus 227

P

Pachykytospora 230
— tuberculosa 235, 236*
Pachylepyrium 293
— funariophilum 293
Pachysolen 96 *
— tannophilus 98

Paecilomyces 122
— farinosus 434
Panaeolus 292
— papilionaceus 292
— sphinctrinus 292
Paraphaeosphaeria 209
— michotii 209
— vectis 209
Parmelia 420
Parmularia 201
— styrcis 201, 202 *
— uleana 202
Parmulariaceae 201
Paxillaceae 156, 264, 267
Paxillus 267
— atrotomentosus 267
— involutus 267, табл. 27
Peckiella 151, 156
— lateritia 157
— luteovirens 156, табл. 12
Pedicularis 353
Penicillium 375, 428, 430
— brevi-compactum 430
— camamberti 378
— caseicolum 378
— chrysogenum 377, 378, 379, табл. 43
— citreo-viride 377
— corymbiferum 379, 428
— cyclopium 379
— digitatum 378
— dupontii 122
— emersonii 122
— expansum 165, 368, 379, табл. 43
— frequentans 377
— gladioli 379
— italicum 378, 379
— nigricans 379, 428
— notatum 377, 378
— purpurogenum 376 *, 378
— roqueforti 378
— spinulosum 377
— spp. 163
— thomii 121, 376 *, 377, 437, табл. 43
— vermiculatum 122
— viridicatum 376 *
— wortmannii 122
Penilia avirostris 28
Peniophora 247
— pini 247, 247 *
Pericularia 384
— oryzae 384
Pericladium 340
Peronospora 42, 45, 46, 48, 49, табл. 6
— arborescens 50
— brassicae 50
— corollae 45, 49
— destructor 45, 51, табл. 6
— dipelta 43
— effusa 43
— ficariae 45
— gypsophilae 43
— hyoscyami 50
— lepidii-sativa 44
— manshurica 50
— media 44
— polygoni 44
— radii 45, 49
— schachtii 50
— scutellariae 49
— spinaceae 50
— stigmaticola 49
— tabacina 43 *, 45, 46, 49
— tranzscheliana 49
— violaceae 49
Peronosporaceae 42, 44
Peronosporales 35, 42, 44, 48
Perrotia flammae 172
Pestalotia 412
— theae 410 *, 412
Petersenia lobata 41
Petromyces 119, 121
— alliaceus 121
— brefeldianum 121
— kewense 121
— parvum 121
— schearii 121
Peziza 186
— badia 186
— ostracoderma 187
— pustulata 186
— vesiculosa 186
— violacea 186, табл. 18
— violacea-nigra 186
Pezizaceae 186
Pezizales 181
Pezoloma 401
Phacidiales 175
Phacidium 176
— infestans 176, 177*
Phacopsora 363
— sojae 363
— vitis 362, 363
Phaeolepiota 279, 289
— aurea 289, табл. 31
Phaeomarasmius 303
Phaeosphaeria 209
— caricicola 209
— culmorum 209
— eustoma 209
— lindii 209
— salebricola 209
Phaeosphaeriaceae 208
Phaffia 407
— rhodozyma 407
Phagmidium 359
— disciflorum 359
— rosae-pimpinellifolia 359
— tuberculatum 359
Phallales 314, 316
Phallogaster 312, 322
— saccatus 322, 323 *
Phallus 310, 312, 314
— hadriani 329
— impudicus 314, 316, 318, табл. 37
— rubicundus 317
Phanerochaete chrysosporium 247
Phellinus 242, 243
— chysoloma 241, 242
— contiguus 242
— ferrugineofuscus 242, 243
— gilvus 242
— hartigii 242
— ignarius 241, 242, 242 *
— laevigatus 242
— hartigii 243
— nigricans 242
— nigrolimitatus 242, 243
— pini 241, 241 *, 242
— populicola 242
— punctatus 242
— robustus 242, 243
— tremulae 242
Phellorinia 310, 325, 327
— herculeana 327, табл. 38
— strobilina 310, 311*, 327
Phialocephala 401

— bactrospora 401
Phialophora 367
Phlebiopsis gigantea 246
Phlebobus 264
Phlegmacium 301
Phleogena 334
— faginea 334, 334 *
Phleogenaceae 331, 334
Phloeospora 413
— maculans 413
— mori 413
— padi 413
— ulmi 413
Phloeosporella 413
Phlyctochytrium 35
Pholiota 299, 303
— adiposa 299, 300
— aurivella 299, табл. 31
— carbonaria 299
— destruens 299, 300
— flammans 299
— nameko 299
— sphaleromorpha 299
— squarrosa 299, табл. 32
— squaroso-adiposa 299, 300
Phoma 414 *, 415, 416
— acuta 209
— ampelina 200
— artemisiae 416
— betae 416
— exigua 416
— glomerata 416
— herbarum 209, 416
— marchal 428
— pinastrella 416
— radialis 416
— rostrupii 416, табл. 48
— tracheiphila 417, 418 *
Phomopsis 147, 417
— ambigua 148
— seniorescens 418
— citri 418
— mali 148
— quercella 148
— vexans 148, 417, 417 *
Phorbia phreniosa 159
Phragmidium 20 *
— rubi-idaei 259 *, 360
Phragmites communis 424
Phragmothyrites 20 *
— locaenica 20
Phycomyces 70
Phyllachora 143, 199, 201
— glaminis 143, 143 *
Phyllachoraceae 143
Phyllachorales 143
Phyllactinia 127, 128 *, 134, 135
— suffulta 135
Phyllocoptuta oleivora 435
Phylloporia 241
— ampelina 241
— ribis 241
Phylloporus 264
— rhodoxanthus 264
Phyllosticta 415
— antirrhinii 415
— bidwellii 215
Physalospora 420
— obtusa 420
Physarum 10, табл. 2
— gyrosum 8
— javanicum 9
— nicaraguense 9
— polycephalum 7

Physoderma 27, 102
— lycopi 27
— zeae maydis 27, табл. 4
Phytophthora 42, 54, 56, 429
— cactorum 57, 59, 60, 61, табл. 5
— cinnamomi 53, 57, 60 *, 61
— fragariae 53
— infestans 57, 58, 58 *, 59, табл. 7
— nicotianae 57, 60, 60 *
— palmivora 53, 57, 61
— parasitica 53
Piccinia graminis 352
Picea 399
Pichia 96, 96 *, 98
— membranaefaciens 98
— stipitis 99
Picoa 192
Pilaria 67
— anomala 68
— caucasica 68
Pilobolaceae 67
Pilobolus 67, 68 *
— crystallinus 68
— longipes 68
— roridus 68
Piloderma bussinum 246
— croceum 246
Pinnotheres pisum 39
Pinus 206, 258, 399
— cembra 265
— echinata 309
— koraiensis 265
— pumila 265
— pungens 309
— sibirica 265
— strobis 265
Piptocephalidaceae 71
Piptocephalis 71, 71 *
Piptoporus 238
— betulinus 157, 238
Piricularia 384
— grisea 385
— oryzae 384
Pisolithus tinctorius 330, 330 *
Pistillaria 251
Pithya 182
— cupressi 182, 182 *
— vulgaris 182
Placosphaeria 215
Plasmodiophora brassicae 10, 11
Plasmopara 42, 45, 46, 47
— aegopodii 44
— consolidae 43
— geranii-pratensis 44
— helianthi 45, 46 *, 48, табл. 5
— pygmaea 43
— viticola 44, 45, 46 *, 47
Platistomum 208
Platyglaea 333
— peniophorae 333
Platysamia cecropia 434
Pleomassaria siparia 208 *
Penodorus 414 *
Pleomassariaceae 208
Pleospora 208, 210, 211, 394, 416
— alismatis 211
— ambigua 211
— chamaeropsis 211
— chamydospora 211
— gigantea 211
— herbarum 210, 211 *, 395
— infernalis 211
— laricina 211
— pulchra 211
— raetica 211

— thirgioviana 211
— valesiaca 211
— vulgaris 210
Pleosporaceae 208, 208 *
Pleosporales 207
Pleurotus eryngii 225
— ostreatus 225, 257
Plowrightia 203
Pluteus 257, 279
— cervinus 276 *, 279
— luteovirens 279
— nanus 279
Poa 129
— bulbosa 129
— pratensis 129
— sylvatica 129
Poaceae 209, 343
Podaxales 314, 325
Podaxis 310, 325, 328
— pistularis 328, 328 *
Podosphaera 128 *, 131
— erineophila 132
— leucotricha 131
— major 132
— minor 132
— myrtillina 132
— oxyacanthae 131
— — f. carataegi 132
— — f. cydoniae 132
— — f. piri 132
— — tridactila 132
— — f. armenica 132
— — f. laurocerasi 132
— — f. padi 132
— — f. pruni 132
Podospora 86, 139
— anserina 86, 139
Podostroma 150, 151 *, 157
— alutacea 157
Pollaccia radiosa 214
Polycyclus 201
Polygonaceae 343
Polyphagus euglenae 26, 27 *
Polypilus frondosus 223
Polyporaceae 222, 238
Polyporus 228, 238
— melanopus 239, 239 *
— squamosus 238
— varius 238
Polysphondilium violaceum 11, 12 *
Polystigma 143
— rubrum 143, 440
Polythrincium 203
Polyverticillata 375
Poriaceae 228
Porodocrella poronoides 158
Poronia 142
— punctata 143
Poronidulus conchifera 234
Porphyra 51, 54
Porphyrellus 261
— pseudosaber 261
Pringsheimia 206
— sepincola 206
Protodontia 335
— piceicola 336
Protomyces 107, 108
— macrosporus 107, 108, 108 *
— pachydermus 108
Protomycetales 87, 107, 113
Protomycopsis 107
Psathyrella 292
— ampelina 292
— candolleana 292

— fusca 292
— prona 292
— pygmaea 292
— trepida 292
— velutina 292
Pseudoarachniotus 114
Pseudobaeospora 279
— oligophylla 279
— pillodii 279
Pseudoboletus 264
Pseudocercosporella 384
— herpotrichoides 384, табл. 45
Pseudocolus fusiformis 310, табл. 37
Pseudoeurotiaceae 122
Pseudographium 176
Pseudohiatula esculenta 269
Pseudohydnum 336
— gelatinosum 336
Pseudoperonospora 49
— cannabina 49
— cubensis 49
— humuli 49, табл. 6
Pseudopeziza 175
Pseudopidyophthorus 126
Pseudoplectania nigrella 183
Pseudophacidiaceae 176
Pseudosphaeriaceae 206
Pseudotrichia 208
Pseudotsuga 399
Psiloboletinus 266
Psilocybe 294
— atrobrunnea 295
— caerulescens 295
— coprophila 295
— cubensis 295
— ericaceae 295
— paupera 295
— pelliculosa 295
— semilanceata 295
Psilogonium 216
Pteridium aquilinum 177
Puccinia 354, табл. 42
— anomala 356
— asparagi 357
— coronata 356
— coronifera 356
— graminis 348, 349, 354
— — f. sp. avenae 350
— — f. sp. secalis 350
— — f. sp. tritici 350
— helianthi 357
— malvacearum 357
— maydis 356
— menthae 357
— phragmitis 358
— porri 357
— recondita f. sp. secalis 354
— — f. sp. tritici 354
— ribesii-caricis 357
— striiformis 355, 355 *
Pucciniaceae 350, 354
Pulveroboletus 264
— ravenelii 264
— retipes 264
Pycnopus 234
— cinnabarinus 234
— sanguineus 234
Pyrenophora 211
— avenae 392
— chrysanthemi 211
— comata 211
— graminea 392
— trichostoma 211

Pyrenophoraceae 208
 Pyronema omphalodes 186, 189, 190, табл. 18
 Pyronemataceae 189
 Pythiaceae 42, 51, 54 *
 Pythiella 35
 — vernalis 36 *
 Pythiogeton 54
 — transversum 54 *
 Pythium 42, 54, 55, 429
 — adherens 51
 — aphanidermatum 53, 54 *, 55 табл. 5
 — daphnidarum 55
 — debaryanum 52, 55, 56 *
 — dissotocum 52
 — fabae 53 *
 — gracile 55, 55 *
 — irregulare 55, табл. 5
 — marinum 54
 — maritimum 52 *, 54
 — marschanica 55
 — monospermum 52
 — reptans 54
 — sylvaticum 55
 — tenue 55
 — ultimum 55

R

Radiomyces 70
 Ramaria 251
 — eumorpha 252, табл. 21
 — flava 251, 251 *, 252
 Ramichloidium 207
 Ramularia 203, 365, 440
 — tulasnei 204
 Rebentischia unicaudata 208 *
 Remispora maritima 86
 Reticulitermes virginicus 434
 Rhamnus cathartica 356
 — frangula 356
 Rhinocladiella 207
 Rhizina 186
 — undulata 186
 Rhizoclonium 51, 55
 — hieroglyphicum 51
 Rhizoctonia 365, 426, 429
 — crocorum 333
 — solani 426, 436
 Rhizogena 203
 Rhizophagites 20 *
 Rhizophydium 25, 26 *
 — couchii 25
 — planctonicum 25
 Rhizopogon 322
 — luteolus 322, табл. 40
 — parasiticus 309
 — roseolus 322
 Rhizopus 69
 — cohnii 68, 69 *
 — japonicus 68
 — nigricans 163
 — oligosporus 68
 — oryzae 68
 Rhodophyta 197
 Rhodosporidium 347, 347 *, 407
 Rhodotorula 347, 347 *, 407
 — glutinis 407
 Rhopalomyces elegans 382
 Rhozites 303
 — caperata 303

Rhyparobius 189
 Rhytisma 86, 176
 — acerinum 176, табл. 15
 Richia 195
 Rocella 445
 Romanoa terricola 158
 Rosa gallica 360
 Rosaceae 104
 Rosellinia 141, 141 *
 — aquila 141
 — necatrix 141
 — quercina 141
 Rosenscheldia paraguayana 208 *
 Rubus dumetorum 415
 Russula 156, 304, 306
 — adusta 304
 — aruginea 307
 — azurea 307
 — cyanoxantha 307
 — decolorans 307
 — delicata 304, 308, табл. 36
 — emetica 307, 308
 — flava 307, табл. 35
 — foetens 307, 308
 — fragilis 308
 — furcata 307
 — grisea 307
 — heterophylla 307
 — integra 308
 — lutea 308
 — nigricans 304
 — poludosa 306, 308
 — vesca 309
 Russulaceae 156, 225, 304, табл. 35, 36
 Rutstroemia 169, 170

S

Saccharomyces 90, 97
 — carlsbergensis 97
 — cerevisiae 87, 93, 97, 98
 — uvarum 97
 Saccharomycetaceae 87, 89, 96
 Saccharomycodes 87, 100
 — ludwigii 93, 100
 Saccharomycopsis 101, 102 *
 — fibuligera 101
 — synnaedendra 101
 Saccobolus 189
 Saccothecium 206
 Saksenaia 68
 — vasiformis 69 *
 Santharomyces permasculus 196 *
 Saprolegnia 37, 37 *, 38 *
 — diclina 39
 — ferax 39
 — mixta 39
 — monoica 39
 — parasitica 39
 Saprolegniales 35
 Sarcodon 256
 — fuligineo-albus 255 *, 256
 — imbricatus 255 *, 256
 — laevigatus 256
 Sarcophaga aldrichi 74 *
 Sarcoscypha 182
 — coccinea 182
 — occidentalis 182
 Sarcoscyphaceae 180, 182
 Sarcosoma globosum 183
 Sarcosomataceae 183
 Sarcosphaera crassa 187, 187 *

Schizoblastosporion starkeyi-henricii 408
 Schizonella melanogramma 339, 340
 Schizophyllaceae 250
 Schizophyllum commune 250
 Schizosaccharomyces 83, 93, 97
 — octosporus 97
 — pombe 97
 Schizostoma laceratum 326, 326 *
 Schizothyriaceae 201
 Schroeteria delastrina 340
 Schwanniomycetes 94, 99
 — occidentalis 99
 Sclerocleista 121
 Sclerocystis 73
 Scleroderma 309, 311, 312, 321
 — aurantium 264, 321, 323, табл. 40
 — verrucosum 321
 Sclerodermatales 314, 321, 330
 Sclerophoma 206
 Scleroplella 203
 Sclerospira 42, 45, 47
 — graminicola 44, 47, табл. 5
 — maydis 47
 — philippinensis 47
 — sacchari 47
 — secalina 44, 47
 — spontanea 47
 Sclerotinia 169, 171
 — sclerotiorum 86, 169, 171
 — tuberosa 169, табл. 14
 Sclerotiniaceae 167, 169
 Sclerotium 365, 425
 — bataticola 425, 434 *
 — rolfsii 426
 Scopulariopsis 127
 — brevicaulis 366
 Scutellinia scutellata 189, 190, 190 *
 Sebacina 335
 — incrustans 335
 Secale cereale 47
 Seiospora 41
 Selenophoma 215
 Selenophomites 415
 Selinia 151
 Sepedonium 156, 259
 — chrysospermum 259
 Septobasidiaceae 331
 Septobasidium 331
 — burtii 331
 — carestianum 332
 Septonema 215, 366
 Septoria 203, 365, 415, 423
 — aegopodii 424
 — alpicola 424
 — anemonaie 424
 — apii 425, 425 *
 — ascophylla 424
 — avenae 425
 — bisporea 424
 — cari 425, 425 *
 — grominis 424, табл. 47
 — hordei 425
 — linorum 205
 — lycopersici 425
 — nodorum 425
 — pallens 146
 — pastinaceae 425, 425 *
 — pastinacina 425, 425 *
 — petroselini 425, 425 *
 — phlogis 425, 426 *
 — phragmitis 424
 — ribis 205
 — rubi 205
 — rumicis 424
 Septoria serebranicowii 424
 — tritici 424
 — umbelliferarum 425, 425 *
 Sequoia 399
 Serpula 248
 — lacrymans 248
 Setosphaeria turcica 392
 Seuratiaceae 201
 Simblum 310
 — periphragmoides 329
 — sphaerocephalum 328 *, 329
 Sirobasidiaceae 334, 335
 Sirobasidium 335
 — sanguineum 335
 Sirobilomyces floccopus 261
 Sirolpidium zoophthorum 40
 Sistotrema 401
 Sordaria 139
 — brevicaulis 140
 — fimicola 139
 Sordariaceae 139
 Sordariales 137
 Sorosporium 340
 — reilianum 340, 342 *, 346
 Sparassis 251
 — crispa 223, 251
 Spatiella 81 *, 82
 Spathularia 111
 — flavida 168
 Spathulospira 197
 — antarctica 197
 — lanata 197
 Spathulospiraceae 197
 Spathulospirales 195, 197
 Spermophthora 101
 — gossypii 87, 101, 103 *
 Spermophthoraceae 87, 96, 101
 Sphacelia 159
 Sphaceloma 411
 — ampelinum 411
 — fawsetii 200
 Sphacelotheca destruens 346
 — sorghi 346
 Sphaerioidaceae 414
 Sphaerobolus 309, 313, 314 *, 315
 — stellatus 315
 Sphaeronema 215
 Sphaeropezia 176
 Sphaeroplaca 55
 Sphaeropsidales 145, 369, 408, 412, 413
 Sphaeropsis 420
 — malorum 420, табл. 48
 Sphaerosoma 187, 188 *, 188
 Sphaerotheca 128 *, 136
 — fuliginea 137
 — — f. cucurbitae 137
 — — f. taraxaci 137
 — macularis 137
 — — f. fragariae 137
 — mors-uvae 136
 — pannosa 136
 Sphaerulina 203
 Spiloea 213
 Spinellus 70
 Spirogyra crassa 51
 Spongipellis 229, 230
 Spongospora solani 11
 Sporidesmium 215
 Sporidiobolus 347, 406
 Sporobolomyces 347, 406, 406 *
 — salmonicolors 406
 — shibatanus 406

Sporobolomycetaceae 406
 Spragueola 168
 Stachybotrys 401
 — alternans 22
 — atra 401
 Stagonospora 423
 Steccherinoideae 228
 Stemonitis 10
 Stemphylium 394, 394 *, 431
 — allii 51
 — botryosum 395
 — sarciniiforme 395
 Stenella 203
 Stephanoma phaeospora 437
 Stephensia 192
 Stereaceae 249, табл. 21
 Stereum 335, 336
 — hirsutum 249, табл. 21
 — insignitum 249 *
 — sanguinolentum 249, 336
 Sterigmatomyces 407
 Sterigmatosporidium 407
 Stigmatea 213
 — conferta 214, 214 *
 — mespili 214
 — robertiani 214
 Stigmatomassarta populi 208 *
 Stigmatomyces 195
 — limniferae 196 *
 Stilbella 367
 Stilbellaceae 366, 370
 Strigopodia 202
 — resinata 202
 Strobilomyces 261
 — floccopus 261
 Strobilomycetoidae 260
 Stromatinia 167
 — gladioli 167
 Stromatogene 206
 Stromatoscypha 250
 Stropharia 293
 — aeruginosa 293, табл. 30
 — hornemannii 293, 294
 — rugoso-annulata 293, 294, табл. 30
 — semiglobata 293, 294
 Strophariaceae 293
 Stuartella formosa 208 *
 Stylopage 80, 80 *
 — hadra 80
 Styxax 201
 Stysanus stemonites 433
 Suilloideae 260
 Suillus 223, 225, 259, 264, 266
 — aeruginascens 266
 — bovinus 265, табл. 24
 — flavidus 265
 — granulatus 265
 — grevillei 224, 265, табл. 23
 — luteus 265, табл. 23
 — piperatus 266, табл. 24
 — placidus 265, табл. 23
 — plorans 265
 — rubinus 266
 — sibiricus 275
 — spectabilis 266
 — tridentius 266
 — variegatus 265, табл. 23
 Susarium 428
 Sydowia 206
 — polyspora 206
 Syncephalastrum 71
 — racemosum 65, 71
 Syncephalis 71
 — corni 71 *

Synchytrium 24
 — anemones 25
 — endobioticum 24
 — macrosporum 25
 — mercurialis 25
 — taraxaci 25
 Synnematum 435
 Syzigites 69
 — aspergillus 69

T

Talaromyces 118, 121
 — emersonii 122
 — flavus 118, 119, 122
 — thermophilus 122
 — wortmannii 122
 Tapesia 175
 Taphridium 107
 — umbelliferarum 109
 Taphrina 104
 — acerina 107
 — alni 107
 — amygdali 106
 — autumnalis 106
 — betulina 106
 — bullata 106, 107
 — carnea 106
 — carpina 107
 — crategi 107
 — deformans 104
 — epiphylla 107
 — insititiae 106
 — johansonii 107
 — losquinetti 106
 — minor 106
 — polyspora 106
 — populina 106
 Telamonia 304
 Teliosporomycetidae 338
 Terfezia 191, 192
 — boudieri 195
 — leonis 193 *, 194
 — transcaucasica 195
 Terfeziaceae 192
 Tetrachaetum 402
 Tetradium 401, 402
 — marchalianum 398, 399, 402
 — setigerum 401
 Thalictrum 355
 Thamniaceae 70
 Thamnidium 70
 — elegans 70, 70 *
 Thamnomycetes 142, 143 *
 — chamissonis 143
 Thanatephorus cucumeris 245, 426
 Thecaphora 340
 Thelebolaceae 189
 Thelebolus 189
 Thelephora terrestris 254 *, 255
 Thelephoraceae 222, 228, 245, 254
 Thelephorineae 228
 Thermoascus aurantiacus 122
 Thielavia basicola 388
 Thielaviopsis 387, 429
 — basicola 387
 Thraustochytrium 35
 — proliferum 36, 36 *

Thuidium 333
Thysanura 434
Tilletia 343
— caries 339, 344
— controversa 344
— laevis 344
— secalis 345
Tilletiaceae 338
Tilletiopsis 406, 406*
Tirmania 192
Tolyposporium 340
— ehrenbergii 346
Tolypothrix 51
Tomentella 255
Torrubiella 157
Totentrompete 254
Tracya 346
Trailia 151
Trametoideae 228
Transchelia 362
— pruni-spinosae 361 *, 362
Trechispora 246, 246*
— farinacea 246
— mollusca 246
Tremella 331 *, 336
— encephala 336
— mesenterica 336
— mycetophiloides 336
— tubercularia 336
Tremellaceae 334, 335
Tremellales 330, 334
Tremiscus 336
— helvelloides 336, табл. 41
Trichaster malenocephalus 313, 321, табл. 38
Trichia 8
Trichobolus 189
Trichocladia 123 *, 136
Trichocoma paradoxa 122, 122*
Trichocomataceae 118
Trichoderma 157, 428, 430, 431
— koningii 433
— viride 84, 157, 433, 438
Trichoglossum 168
— sphagnophilum 167 *, 168
Tricholoma 268, 269
— columbetta 269
— flavovirens 269
— portentosum 269
— sulphureum 269
— terreum 269
— virgatum 269
Tricholomataceae 268, табл. 25—28
Trichomyces 81
Trichopeziza 172, 173
— adenostylidis 173
— elegantula 173
— leucophaea 172, 173
— mollissima 172, 173
— sulphurea 173
Trichopezizella 172
Trichophaea gregaria 189, 190*
Trichophyton 115, 116 *, 165
— concentricum 117
— gypseum 117
— persicolor 117
— terrestre 117
Trichosporon 408
Trichothecium roseum 165, 438
Tricladium 401, 402
— anomalum 402
— gracile 401
— splendens 399

Tridentaria 403, 403*
Triphragmium 360
— ulmariae 360, 361
Tripaspermum 401
— myrtii 401
Triposporina 403, 403*
Trichophyton terrestre 116*
Tubaria 303
— minutalis 303
— pellucida 304
— triganophylla 304
Tuber 192
— aestivum 191, 192, 193, 193*
— brumale 193, 193*
— excavatum 191
— magnatum 192, 193, 193*
— melanosporum 192, 193, табл. 19
— rufum 191
Tuberales 166, 191
Tubercularia 151, 365, 367
— vulgaris 151, табл. 12
Tuberculariaceae 370
Tuberculina maxima 439
— sanguinea 439
Tulostoma 310, 313, 314, 325
— balanoides 327
— brumale 325
— fibrillosum 327
— fimbriatum 327
— volvulatum 324, 325
Tulostomatales 314, 325
Tylopilus 261, 262
— felleus 261, табл. 22
Typha 211
Typhula 251, 253
— incarnata 253
— trifolii 253
Tyromyces 231
— coesius 232
— fragilis 232, 232*
— stipticus 232
Tyromycetoideae 228, 230

U

Uleomyces 199
Ulmaceae 104
Ulmus 334
— hollandica v. belgica 125
Ulomyces 201
— japonica 201
— mirabilis 201
— sanguineus 201
Ulothrix zonata 51
Umbelliferae 425
Uncinula 128 *, 134
— necator 134, 389
— salicis 134
Uredinales 338, 347, 350
Uredinella 332
— coccidiphaga 332
Urnula craterium 183
Urocystis 340, 343
— nuda 345, 345*
— occulta 345
— tritici 345
Uromyces 358
— pisi 358, табл. 42
— striatus 358

— trifolii 358
Urophlyctis 27
— alfalfae 28
— leproides 27
— pulposum 27
Urtica 209
Usnea 445
Ustilaginaceae 338
Ustilaginales 338
Ustilago 343
— avenae 343, 345
— bullata 346
— esculenta 346
— heufelri 346
— hordei 345
— sypodytes 343, 344, 346
— kollerii 343, 345
— maydis 339, 340, 341 *, 343 344, 346
— nigra 345
— nuda 343
— striiformis 339, 346
— trichophora 340
— tritici 340, 343, 344, 345
— violacea 340, 343, 344, 346
Ustulina 142
— deusta 142

V

Valsa 144, 149, 418
— leucostoma 149
— nivea 149*
— prunastri 149
— sordida 149, 150*
— vitis 149
Valsaceae 145, 149
Vararia investiens 251
Varicosporium 401
— elodeae 401
— giganteum 401
Vascellum pratense 323
Vaucheria 55
Venturia 213
— inaequalis 152, 213, 214 *, 440
— pirina 213, 440
— tremule 214
Venturiaceae 213
Verpa 111, 184, табл. 17
— bohémica 86, 185
Verticillium 156, 368, 381, 381*, 382, 402, 429, 433, табл. 45
— albo-atrum 382
— ampelinum 382
— aphidis 382
— candelabrum 382
— cornicolor 382
— dahliae 364, 382, 383, 428
— glaucum 382
— hemileiae 438
— ibericum 382
— lecanii 21, 433, 434, 435, 440
— malthousei 441
— nigrescens 382
— niveo-stratosum 382
— psalliotae 382
Vicia 136
Volkartia 107

Volvariella 257, 278
— bombicina 278, 278*
— diplosia 278
— esculenta 225, 278
— speciosa 278
— volvaceae 225, 278
Vuilleminia comedens 247

W

Wettscteina 206
— gigaspora 206
— mirabilis 206
Wickerhamia 100, 101
— fluorescens 101
Williopsis 99
— pratensis 99
— saturnus 99
— suaveolens 99
Wojnowicia 414*

— graminis 415
Woldemaria crocea 250

X

Xerocomus 259, 263
— astraeicolus 264
— badius 264, табл. 23
— chrysenteron 263
— hemichrysus 264
— lignicola 264
— parasiticus 264
— pulverulentus 263
— rubellus 263
— spadiceus 263
— subtomentosus 263, табл. 22
— truncatus 263
Xylaria 140, 142
— carpophila 142
— tentaculata 143

Z

Zizania latifolia 346
Zodiomyces 196
Zoopagales 64, 79, 80 *, 402
Zoopage 80
Zoophagus 54
— tentaculum 54*
Zygoiabospora 98
Zygomycetes 19, 64
Zygorhynchus 69
Zygosaccharomyces 96, 96*, 98
Zythia 418
— pinastri 419
— resinae 419

А

Александров И. Н. 129
 Аркс 208

Б

де Бари А. 9, 58, 99, 120, 208
 Барр 208, 209
 Баррон Дж. Л. 370
 Басси А. 433
 Батра Л. Р. 88
 Беккер З. Э. 374, 404
 Белякова Л. А. 22
 Бенедикт Р. Дж. 184
 Бенджамен 196
 Беркли М. 180
 Блексли 66
 Болотнов А. Т. 282
 Бондарцев А. С. 380
 Брефельд О. 344, 375
 Будье Э. 123
 Буллер Э. 156, 182
 Бурова Л. Г. 429
 Бухгольд Ф. В. 72
 Бюхнер 91

В

Вавилов Н. И. 59, 350
 Валадон 109
 Ванбрейзегем 116
 Васильева Л. Н. 277, 307
 Васильков Б. П. 156, 184, 306
 Великанов Л. Л. 429
 Вемеер 210
 Вердеревский Д. Д. 48
 Вилл 99
 Виттадини К. 123
 Владимирская М. Е. 438
 Власов А. А. 134
 Воронин М. С. 11, 154, 170, 221, 403
 Воронина Э. Г. 79

Г

Гелюта В. П. 135
 Генел 331
 Гибелли Г. 123
 Гийерман А. 91
 Гойман Э. 87
 Гольберг А. М. 78
 Госсоп Г. Х. 371
 Грегори П. Х. 152

Д

Дарвин Ч. 180
 Даррелл Джеральд 310
 Дексибах К. Н. 134
 Дескольз Е. 398
 Доге Г. 158
 Донк М. А. 250
 Дрекслер Ч. 403

Е

Ермольева Э. В. 377

Ж

Жуковский П. И. 350

З

Зингер Р. 277, 296
 Зобелла К. 103
 Зуделин В. А. 125
 Зусман А. 434

И

Инголд Ц. 85, 398, 400

К

Камерариус Р. Я. 163
 Кендрик Б. 370
 Кинер П. Д. 439
 Коваль Э. З. 435
 Ковачевский И. Х. 210
 Кокс В. 400
 Кольмейер Э. 197
 Кольмейер Я. 197
 Конокотина А. Г. 100
 Корнер 252
 Коуч 331
 Крайзель Х. 228, 230, 252, 370
 Красильщик И. 433
 Крегер Н. 90
 Крисс А. Е. 103
 Кублицкий М. А. 380
 Кудрявцев В. И. 90
 Куприянов Е. С. 77
 Курсанов Л. И. 372
 Кутлунина Н. В. 102
 Кютцинг Ф. 90

Л

Лабульбен 195
 Лагерхейм Г. 88
 Латтрелл Э. С. 158, 193
 Латур К. 90
 Левеннгук Антопи 90
 Леухтманн 209
 Линк Г. Ф. 120, 371
 Линк Н. 72
 Лист П. Х. 185
 Литшауер 331
 Лоницер А. 162, 163
 Лоутон Дж. Р. 405
 Люфт П. 185

М

Малкина А. Я. 117
 Манассейн В. А. 377
 Маркс К. 58
 Мейен 90
 Мейсел М. Н. 91
 Меллер А. 157
 Мередит Д. С. 368
 Мечников И. И. 103
 Микели П. 370
 Миллер Ю. Х. 158
 Мирчинк Т. Г. 430
 Мозер 228
 Мюллер В. 48
 Мюллер Э. 87

Н

Надсон Г. А. 91, 100
 Наницци А. 116
 Натальина О. Б. 205
 Наумов Н. А. 47, 132
 Нильссон С. 370

О

Одинцова Е. Н. 94
 Одинцова О. В. 440
 Олтаржевский Н. И. 48
 Ордин А. П. 426

П

Пармасто Э. 228
 Пастер Л. 90
 Патуйара Н. 254
 Писталоцци 412
 Полотебнов А. Г. 377
 Понтекорво Дж. 369
 Понтекорво Л. 371
 Пустовойт В. С. 357

Р

Ван Рай 90
 Рипачек В. 21
 Рпсс 90
 Робин 195
 Ропер Ж. Е. 371

С

Саккардо П. А. 369, 370
 Саркисов А. Х. 162
 Саттон 408
 Севиль 107
 Селиванов И. А. 429
 де Сенез 90
 Сидорова И. И. 429
 Силаев А. Б. 374
 Симонян С. А. 135
 Сопрунов Ф. Ф. 405
 Сорокин Н. В. 77, 154, 403
 Субраманиан К. В. 370
 Суздальский М. В. 433

Т

Тендетник Ю. Я. 405
 Терновский М. Ф. 130
 Тессье А. 162
 Тимирязев К. А. 7
 Траншел В. Г. 49
 Трашель В. А. 362
 Тубаки К. 370
 Тэкстер 196, 197
 Тюлян Л. Р. 123, 159
 Тюлянь Ш. 123

У

Уайт Н. 181
 Уэбстер Дж. У. 398

Ф

Федоринчик Н. С. 438
Филиппов Г. С. 91
Флори 377
Францевич Л. И. 77

Ц

Цопф В. 403

Ч

Частухин В. Я. 432
Чейн 377

Ш

Шагалин С. Ф. 409
Швани Т. 90, 99

Шварцман С. Р. 322
Шиврина А. Н. 304
Штегер К. 162

Э

Эйнсворт Д. 369
Энгельс Ф. 58

Я

Ябута Т. 154
Ячевский А. А. 133, 324

Вниманию подписчиков!

Информируем, что по производственно-техническим причинам выпуск в свет очередных подписных томов «Мира растений» временно приостанавливается.
О возобновлении выпуска подписчики будут проинформированы дополнительно.

ХУДОЖНИКИ,
ФОТОГРАФЫ, ОФОРМИТЕЛИ

Художники

А. Н. БОБРОВИЧ. Макет издания и оформление
П. А. ЖИЛИЧКИН. Иллюстрации к форзацам
Н. Г. ЗАРЕЦКАЯ. Рисунки в тексте: 2, 6, 9—11, 14—18, 21—23, 25—27, 40—42, 51—59, 67, 69, 73, 75—85, 90—105, 111—119, 121—135, 140—144, 194—200, 214—225, 228—231, 235—237, 240—263
Г. Ф. ЛУКЪЯНЕНКО. Рисунки в тексте: 3, 4, 7, 12, 30, 32—39, 60—62, 68, 276—281
Т. П. КАРПОВА. Рисунки в тексте: 1, 5, 13, 20, 24, 64—66, 86, 120, 136, 139, 145—150, 227, 232—234, 238, 264, 270—275
В. ЮДИН. Цветные таблицы: 2, 4, 6, 7, 9, 11—13, 19—23, 29—31, 37—39, 41
А. В. ЮДИН. Цветные таблицы: 5, 28, 40, 42, 45—47

Фотографы

А. Н. БОБРОВИЧ. Таблицы: 1, 5, 14—18, 25, 35
Р. В. ВОРОНОВ. Таблицы: 26, 27, 32—34, 36
А. Е. КОВАЛЕНКО. Таблица 25
А. В. ЛОМАНЦОВ. Таблицы: 3, 10, 43, 44

СОДЕРЖАНИЕ

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ (МУХОМΥСОТА). <i>Т. П. Сизова</i>	5	Порядок Эндогоновые (Endogonales). <i>Т. П. Сизова</i>	71
ОТДЕЛ ГРИБЫ (МУСОТА). <i>М. В. Горленко</i>	13	Порядок Энтомофторовые (Entomophthorales). <i>А. А. Евлазова</i>	73
Общая характеристика	15	Порядок Зоопаговые (Zoopagales). <i>Т. П. Сизова</i>	79
Класс Хитридиомикеты (Chytridiomycetes). <i>Т. П. Сизова</i>	23	Класс Трихомицеты (Trichomycetes). <i>Т. П. Сизова</i>	81
Порядок Хитридиевые (Chytridiales)	—	Порядок Амебидиные (Amoebidiales)	—
Порядок Бластокладиевые (Blastocladales)	28	Порядок Эккриновые (Eccrinales)	82
Порядок Моноблефаридовые (Monoblepharidales)	31	Порядок Гарпелловые (Harpellales)	—
Класс Оомикеты (Oomycetes). <i>Т. П. Сизова</i>	35	Класс Аскомицеты (Ascomycetes). <i>И. И. Сидорова</i>	83
Порядок Сапролегниевые (Saprolegniales). <i>Т. П. Сизова</i>	—	Подкласс Голосумчатые, или Гемияскомицеты (Hemiascomycetidae). <i>И. И. Сидорова</i>	87
Порядок Лептомитовые (Leptomitales). <i>Т. П. Сизова</i>	—	Порядок Эндомицетовые (Endomycetales). <i>И. И. Сидорова</i>	—
Порядок Лагенидиевые (Lagenidiales). <i>Т. П. Сизова</i>	40	Семейство Сахаромицетовые (Saccharomycetaceae). <i>И. П. Бабьева</i>	89
Порядок Пероноспоровые (Peronosporales). <i>Н. С. Новотельнова</i>	42	Семейство Спермофторовые (Spermophthoraceae). <i>И. И. Сидорова</i>	101
Семейство Пероноспоровые (Peronosporaceae). <i>Н. С. Новотельнова</i>	44	Порядок Тафринные (Taphrinales). <i>И. В. Каратыгин</i>	104
Семейство Питиевые (Pythiaceae). <i>Ю. Т. Дьяков</i>	51	Порядок Протомицетовые (Protomycetales). <i>И. И. Сидорова</i>	107
Род Питиум (Pythium)	54	Подкласс Эуаскомицеты (Euascomycetidae). <i>И. И. Сидорова</i>	109
Род Фитофтора (Phytophthora)	56	Группа порядков Плектомицеты. <i>И. И. Сидорова</i>	111
Семейство Цистоовые, или Альбуговые (Cystosaceae). <i>Н. С. Новотельнова</i>	61	Порядок Аскосферовые (Ascosphaerales)	112
Класс Зигомикеты (Zygomycetes). <i>М. В. Горленко</i>	64	Порядок Онигеновые (Onygenales)	113
Порядок Мукоровые (Mucorales). <i>А. А. Милько</i>	—	Семейство Онигеновые (Onygenaceae)	—
Семейство Мортиерелловые (Mortierellaceae)	67	Семейство Гимноасковые (Gymnoascaceae)	114
Семейство Пилоболовые (Pilobolaceae)	—	Семейство Дендросферовые (Dendrosphaeraceae)	117
Семейство Мукоровые (Mucogaceae)	68	Порядок Эуроциевые (Eurotiales)	—
Семейство Тамнидиевые (Thamnidaceae)	70	Семейство Эуроциевые (Eurotiaceae)	118
Семейство Пиптоцефалидиевые (Piptocerphalidaceae)	71	Семейство Псевдоэуроциевые (Pseudoeurotiaceae)	122
Семейства Куннингамелловые (Cunninghamellaceae), Кикселловые (Kickxellaceae) и Димаргаритовые (Dimargaritaceae)	—	Порядок Элафомицетовые (Elaphomycetales)	123

Семейство Элафомицетовые (Elaphomycetaceae)	123	Семейство Саркосомовые (Sarcosomataceae)	183
Порядок Микроасковые (Microascales)	124	Семейство Смorchковые, или Моршелловые (Morchellaceae)	—
Группа порядков Пиреномицеты. <i>И. И. Сидорова</i>	127	Семейство Лопастниковые, или Гельвелловые (Helvellaceae)	185
Порядок Эризифовые, или Мучнисторосяные грибы (Erysiphales). <i>М. В. Горленко</i>	—	Семейство Пецицевые (Pezizaceae)	186
Род Эризифе (Erysiphe)	128	Семейство Аскоболовые (Ascobolaceae)	187
Род Подосфера (Podosphaera)	131	Семейство Телеболовые (Thelebolaceae)	189
Род Микросфера (Microsphaera)	133	Семейство Пиреномовые (Pyronemataceae)	—
Род Унцинула (Uncinula)	134	Порядок Трюфелевые (Tuberales). <i>В. П. Прохоров</i>	191
Род Филлактиния (Phyllactinia)	—	Подкласс Лабульбениомицеты (Laboulbeniomycetidae). <i>А. А. Евлазова, Т. П. Сизова</i>	195
Род Левейюла (Leveillula)	135	Порядок Лабульбениевые (Laboulbeniales)	—
Род Трихокладия (Trichocladia)	136	Порядок Спатулоспоровые (Spathulosporales)	197
Род Сферотека (Sphaerotheca)	—	Подкласс Локулоаскомицеты (Loculoascomycetidae). <i>Б. А. Томили</i>	198
Порядок Сордариевые (Sordariales). <i>К. Л. Тарасов</i>	137	Порядок Мириангиальные (Myriangiales)	—
Семейство Хетомиевые (Chaetomiaceae)	138	Семейство Мириангиевые (Myriangiaceae)	199
Семейство Лазисфериевые (Lasiosphaeriaceae)	—	Семейство Эльсиновые (Elsinoaceae)	200
Семейство Меланоспоровые (Melanosporaceae)	139	Семейство Кукеллелевые (Cookellaceae)	201
Семейство Сордариевые (Sordariaceae)	—	Порядок Астериальные (Asterales)	—
Порядок Ксилляриевые (Xylariales). <i>К. Л. Тарасов</i>	140	Семейство Астериновые (Asterinaceae)	—
Семейство Галосфериевые (Halosphaeriaceae)	141	Семейство Пармуляриевые (Parmulariaceae)	—
Семейство Ксилляриевые (Xylariaceae)	—	Порядок Капнодиальные (Capnodiales)	202
Порядок Филлахоровые (Phyllachorales). <i>К. Л. Тарасов</i>	143	Семейство Капнодиевые (Capnodiaceae)	—
Порядок Диатриповые (Diatrypales). <i>К. Л. Тарасов</i>	144	Порядок Дотидеальные (Dothideales)	—
Порядок Диапортовые (Diaporthales). <i>В. П. Прохоров</i>	145	Семейство Дотидеовые (Dothideaceae)	203
Семейство Гномониевые (Gnomoniaceae)	—	Семейство Дотидоровые (Dothioraceae)	205
Семейство Диапортовые (Diaporthaceae)	147	Семейство Псевдосфериевые (Pseudosphaeriaceae)	206
Семейство Вальсовы (Valsaceae)	149	Порядок Хетотииральные (Chaetothyriales)	207
Порядок Гипокрейные (Hypocreales). <i>И. И. Сидорова</i>	150	Семейство Хетотиириевые (Chaetothyriaceae)	—
Семейство Нектриевые (Nectriaceae)	151	Семейство Герпотрихиеллелевые (Herpotrichiellaceae)	—
Семейство Гипомицетовые (Hymenomycetaceae)	155	Порядок Плеоспоральные (Pleosporales)	—
Семейство Гипокрейные (Hypocreaceae)	157	Семейство Плеоспоровые (Pleosporaceae)	208
Порядок Спорыньевые, или Клавидеисовые (Clavicipitales). <i>И. И. Сидорова</i>	—	Семейство Вентуриевые (Venturiaceae)	213
Группа порядков Дискомицеты. <i>И. И. Сидорова</i>	166	Семейство Ботриосфериевые (Botryosphaeriaceae)	215
Порядок Гелоциевые (Helotiales). <i>А. Г. Райтсвийр</i>	—	Семейство Гистериевые (Hysteriaceae)	216
Семейство Геоглоссовы (Geoglossaceae)	167	Класс Базидиомицеты (Basidiomycetes). <i>Л. В. Гарибова</i>	217
Семейство Склеротиниевые (Sclerotiniaceae)	169	Подкласс Холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae). <i>Л. В. Гарибова</i>	219
Род Монилиния (Monilinia)	170	Семейство Филобазидиелевые (Filobasidiaceae). <i>И. П. Бабьева</i>	—
Род Склеротиния (Sclerotinia)	171	Порядок Экзобазидиальные (Exobasidiales). <i>Э. Х. Пармasto</i>	220
Род Цибория (Ciboria)	172	Группа порядков Гименомицеты. <i>Л. В. Гарибова</i>	221
Семейство Гиалосцифовые (Hyaloscyphaceae)	—	Порядок Афилофоровые (Aphyllaphorales). <i>Э. Х. Пармasto</i>	225
Род Лахнум (Lachnum)	—	Семейство Фистулиновые (Fistulinaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	226
Род Лахнеллула (Lachnellula)	173	Семейство Калопооровые (Caloporaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	227
Род Трихопезиза (Trichopeziza)	—		
Семейство Леотиевые (Leotiaceae)	—		
Семейство Дерматеацевые (Dermateaceae)	175		
Порядок Фацидиевые (Phacidiales). <i>Д. В. Соколов</i>	—		
Порядок Циттариелевые (Cyttariales). <i>И. И. Сидорова</i>	180		
Порядок Пецицевые (Pezizales). <i>И. И. Сидорова</i>	181		
Семейство Саркосцифовые (Sarcoscyphaceae)	182		

Семейство Пориевые (Poriaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	228	Семейство Копринусы (Coprinus)	—	Род Ботритис (Botrytis). <i>М. В. Горленко</i>	—	Семейство Крптококковые (Cryptococcaceae)	407
Семейство Полипоровые (Polypogaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	238	Род Псатипрелла (Psathyrella)	292	Род Вертицилл (Verticillium). <i>Г. Д. Успенская, Л. М. Левкина</i>	381	Группа порядков Целомицеты. <i>Л. М. Левкина</i>	408
Семейство Ганодермовые (Ganodermataceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	239	Род Панэолус (Panaeolus)	—	Род Псевдоцеркоспорелла (Pseudocercospora). <i>И. И. Сидорова</i>	384	Порядок Меланкониевые (Melanconiales). <i>Л. М. Левкина</i>	409
Семейство Гименохетовые (Hymenochaetaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	240	Род Анеллярия (Anellaria)	293	Род Пирикулярия (Piricularia). <i>И. И. Сидорова</i>	—	Порядок Сферопсидные (Sphaeropsidales). <i>Г. Д. Успенская, Л. М. Левкина</i>	413
Семейство Альбатрелловые (Albatrellaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	243	Семейство Строфариевые (Strophariaceae). <i>Л. В. Гарибова</i>	—	Род Кладоспорий (Cladosporium). <i>Л. М. Левкина</i>	385	Порядок Агономицеты (Agonomycetales). <i>М. В. Горленко</i>	425
Семейство Бондарцевиевые (Bondarzewiaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	244	Род Строфария (Stropharia)	—	Род Тиелавиопсис (Thielaviopsis). <i>И. И. Сидорова</i>	387	Почвенные дейтеромицеты. <i>М. А. Литвинов, Л. Л. Великанов</i>	426
Семейство Болетопсидные (Boletopsidaceae). <i>М. А. Бондарцева</i>	—	Род Псилоцибе (Psilocybe)	294	Род Церкоспора (Cercospora). <i>И. И. Сидорова</i>	388	Дейтеромицеты-сапротрофы на древесине и растительных остатках. <i>Т. П. Сизова</i>	432
Семейство Кортициевые (Corticaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	245	Род Гифолома (Hypholoma)	295	Род Гельминтоспорий (Helminthosporium). <i>Л. М. Левкина</i>	390	Энтомопатогенные дейтеромицеты. <i>А. А. Евлахова</i>	433
Семейство Коннофоровые (Coniophoraceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	248	Род Кюнеромицес (Kuehneromyces)	297	Род Стемфилий (Stemphylium). <i>Л. М. Левкина</i>	394	Микофильные дейтеромицеты <i>И. И. Сидорова</i>	436
Семейство Стереовые (Stereaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	249	Род Фолиота (Pholiota)	299	Род Фузарий (Fusarium). <i>М. Ю. Степанова</i>	395	Указатель терминов	442
Семейство Цифелловые (Cyphellaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	249	Семейство Паутинниковые (Cortinariaceae). <i>Д. Г. Мелик-Хачатрян</i>	300	Водные гифомицеты. <i>И. А. Дудка</i>	398	Указатель русских названий	444
Семейство Шизофилловые (Schizophyllaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	250	Семейство Крепидотовые (Crepidotaceae). <i>Д. Г. Мелик-Хачатрян</i>	303	Хищные гифомицеты. <i>И. И. Сидорова</i>	402	Указатель латинских названий	455
Семейство Дихостереовые (Dichostereaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	251	Семейство Сыроежковые (Russulaceae). <i>Э. К. Вимба</i>	304	Порядок Бластомицеты (Blastomycetales). <i>И. П. Бабьева</i>	405	Указатель имен	468
Семейство Рогатиковые (Clavariaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	—	Род Млечник (Lactarius)	—	Семейство Спороболомицетовые (Sporobolomycetaceae).	406		
Семейство Лисичковые (Cantharellaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	253	Род Сыроежка (Russula)	306				
Семейство Ежевиковые (Hydnaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	254	Группа порядков Гастеромицеты. <i>Л. В. Гарибова</i>	309				
Семейство Герициевые (Hericiaceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	—	Гастеромицеты-лигнофилы	315				
Семейство Телефоровые (Thelephoraceae). <i>Э. Х. Пармasto</i>	—	Почвенные лесные гастеромицеты-сапротрофы	316				
Порядок Пластинчатые, или Агариковые (Agaricales). <i>Л. В. Гарибова</i>	257	Подземные гастеромицеты	322				
Семейство Болетовые (Boletaceae). <i>Б. П. Васильков</i>	258	Почвенные гастеромицеты открытых пространств	323				
Семейство Свиныховые (Pahillaceae). <i>Э. К. Вимба</i>	267	Подкласс Гетеробазидиальные грибы (Heterobasidiomycetidae). <i>А. Г. Райтвильр</i>	330				
Семейство Мокруховые (Gomphidiaceae). <i>Э. К. Вимба</i>	—	Порядок Аурикуляриевые (Auriculariales)	331				
Семейство Гигрофоровые (Hygrophoraceae). <i>Э. К. Вимба</i>	268	Семейство Септобазидиевые (Septobasidiaceae)	—				
Семейство Рядовковые, или Трихоломовые (Tricholomataceae). <i>Д. Г. Мелик-Хачатрян</i>	—	Семейство Аурикуляриевые (Auriculariaceae)	332				
Семейство Аманитовые (Amanitaceae). <i>М. В. Горленко</i>	272	Семейство Флеогеновые (Phleogenaceae)	334				
Семейство Шампиньоновые, или Агариковые (Agaricaceae). <i>Л. В. Гарибова</i>	279	Порядок Дрожалковые (Tremellales)	—				
Род Шампиньон, или Агарикус (Agaricus)	280	Семейство Сиробазидиевые (Sirobasidiaceae)	335				
Род Грибы-зонтики, или Макролепиота (Macrolepiota)	285	Семейство Дрожалковые (Tremellaceae)	—				
Род Легиота (Lepiota)	286	Порядок Дакримитетовые (Dacrymycetales)	337				
Род Хлорофиллум (Chlorophyllum)	288	Семейство Дакримитетовые (Dacrymycetaceae)	—				
Род Цистодерма (Cystoderma)	—	Подкласс Телиоспоромицеты (Teliosporomycetidae). <i>Л. В. Гарибова</i>	338				
Род Феолепиота (Phaeolepiota)	289	Порядок Головневые (Ustilaginales). <i>И. В. Каратыгин</i>	—				
Семейство Навозниковые, или Копринусовые (Coprinaceae). <i>Л. В. Гарибова</i>	—	Группа родов телиоспоровых дрожжей. <i>И. П. Бабьева</i>	347				
		Порядок Ржавчинные (Uredinales). <i>С. Н. Лекомцева</i>	—				
		Семейство Мелампсоровые (Melampsoraceae)	350				
		Семейство Пукциниевые (Puccinaceae)	354				
		Класс Дейтеромицеты, или Несовершенные грибы (Deuteromycetes, или Fungi imperfecti). <i>И. И. Сидорова</i>	364				
		Порядок Гифомицеты (Hyphomycetales). <i>И. И. Сидорова</i>	370				
		Род Аспергилл (Aspergillus). <i>Т. П. Сизова</i>	—				
		Род Пеницилл (Penicillium). <i>Т. П. Сизова</i>	375				
		Гимофицеты — паразиты растений. <i>М. В. Горленко</i>	379				

«Мир растений»

В СЕМИ ТОМАХ

Издание второе, переработанное. Первое — «Жизнь растений» выпущено в 1974—1982 гг.

Многотомное справочное пособие «Мир растений» адресовано самому широкому кругу читателей — от школьников и преподавателей высшей и средней школы до широкого круга читателей, любящих природу.

Поистине неоценимую помощь в повседневной работе окажет «Мир растений» учителям биологии, так как концентрирует богатейший фактический материал, рассеянный по многочисленным, часто малодоступным или узкоспециальным изданиям.

«Мир растений» знакомит читателей с богатым и разнообразным растительным покровом Земли, с современными представлениями о многообразных явлениях природы, с различными особенностями строения и развития растений, их распространением на земном шаре и значением в жизни человека.

«Мир растений» освещает ставшую в последние годы очень актуальной проблему охраны растительного мира Земли, спасения находящихся под угрозой исчезновения видов растений.

Издание содержит богатый и интересный материал, написанный живо, образно, на высоком научном уровне. Текст сопровождается многочисленными рисунками и фотографиями. В многотомнике будет помещено более 400 цветных и тоновых вклеек.

В создании «Мира растений» принимают участие крупнейшие советские ученые-ботаники под руководством академика Академии наук СССР А. Н. Тахтаджяна.

Издание будет осуществлено в 1991—1997 гг.

*
* *
*

Первый том открывается введением, в котором дано определение растения, кратко излагается история изучения растений и их место в системе живых организмов. Небольшой очерк посвящен распределению растений на Земле, их взаимоотношению между собой и другими представителями живого мира. Заканчивается введение рассказом о роли

и хозяйственной ценности растений, а также современными принципами их охраны и сохранения генетического фонда.

Основная часть тома — обширная сводка о водорослях. Водоросли, как правило, растут в водной среде, хотя многие виды могут существовать и вне воды — в верхних слоях почвы, на стволах деревьев, на скалах и даже на снегу. Очень велико разнообразие водорослей — от различно окрашенных и разнообразных по форме микроскопических организмов до слоевищ, превышающих десятки метров в длину. Исключительная роль водорослей в обогащении атмосферы Земли свободным кислородом и в качестве создателей огромной биомассы. Водоросли — основной изначальный компонент в пищевой цепи обитателей моря. Немаловажное место занимают водоросли и в непосредственной хозяйственной деятельности человека, особенно в качестве пищевых и лекарственных растений.

Весьма интересен мир лишайников. Состоящие из двух компонентов — грибов и водорослей, лишайники в процессе эволюции превратились в единый организм со своими особенностями строения и размножения и обмена веществ. Лишайники поражают способностью приспособления к самым экстремальным условиям существования. Заметна роль лишайников и в хозяйственной деятельности человека. Они служат основным кормом для стад северных оленей. Многие лишайники продуцируют ценные антибиотики. Используют лишайники и в качестве индикаторов загрязнения окружающей среды.

Второй том посвящен грибам. Они настолько своеобразны, что их теперь обычно выделяют в особое царство живых организмов. Лишенные хлорофилла, грибы используют для своего питания живые или мертвые вещества других организмов. Многообразие грибов исключительно велико. Видимые простым глазом шляпочные грибы, среди которых немало съедобных, лишь очень незначительная часть обширного мира грибов, подавляющее большинство из которых невидимы простым глазом.

Роль грибов в природе исключительна прежде всего в круговороте веществ, где они осуществляют важнейшие процессы разрушения и минерализации отмерших живых организмов. Некоторые виды брожения, в частности спиртовое, также вызываются микроскопическими грибами. Микориза, образуемая грибами, имеет непосредственное значение в питании многих высших растений. Немало грибов продуцируют антибиотики, столь важные в медицине. Вместе с тем среди грибов много возбудителей опасных заболеваний растений, наносящих огромный ущерб сельскому хозяйству, а также тяжелых болезней человека и животных.

Небольшая, но интересная группа близких к грибам организмов — слизевики. Среди них возбудители порошистой парши картофеля, капустной килы и других заболеваний культурных растений.

Все высшие растения (кроме цветковых) описываются в третьем томе. Преимущественно сухопутные растения, они чрезвычайно разно-

образны по величине, внешнему виду и внутреннему строению, по способам размножения и расселения, а также условиям обитания. Растения травянистого (мхи, плауны, хвощи, многие папоротники) и древесного облика (папоротники, большая часть саговников), настоящие кустарники и деревья (можжевельники, сосны, кедры, ели, араукарии).

Мхи отличаются от остальных высших растений тем, что их тело представлено не бесполой фазой (спорофитом), а половой (гаметофитом).

Рассказывается не только о современных нам растениях, но и о полнотью вымерших, а также о «живых ископаемых» — растениях, которые, не изменив своего облика на протяжении многих миллионов лет, дожили до наших дней. Среди них знаменитое мамонтово дерево (секвойдендрон) — одно из самых крупных растений в мире, метасеквойя, которую нашли сначала в ископаемом состоянии, а уже потом в живом виде, гинкго, сохранившееся ныне лишь как священное дерево храмов в Китае, Корее и Японии.

Тома четвертый, пятый, шестой и седьмой посвящены венцу и несомненному украшению растительного царства — цветковым, или покрытосемянным растениям.

Цветковых на Земле великое множество — почти 250 тысяч видов — и встречаются они повсюду. О том, как устроено растение, об удивительном совершенстве форм и отдельных органов, как бы «подогнанных» природой к условиям обитания, читатель узнает в разделе «Общая характеристика цветковых». В этом же разделе в увлекательной форме рассказывается о биологии цветковых растений: о разнообразнейших, порой хитроумных способах, к которым прибегают растения, привлекая опылителей — насекомых, птиц, мелких животных. Не менее удивительными свойствами снабдила природа растения и для распространения своих плодов и семян.

Чтобы читателю было легче ориентироваться в многообразном мире цветковых растений, за основу изложения взята эволюционная система классификации растений: от примитивных, давших начало всем остальным цветковым магнолиидам, до наиболее продвинутых в эволюционном плане — сложноцветных и однодольных.

Таким образом, будет рассказано почти обо всех представителях цветковых — от экзотических обитателей тропиков и субтропиков до наших постоянных и хорошо знакомых каждому — растений умеренных широт.

* * *

Вышедшее в свет издание «Жизнь растений» в семи книгах (1974—1982 гг.) пользовалось большим спросом, о чем свидетельствуют опубликованные рецензии и многочисленные письма учителей. «Жизнь растений» — первая на русском языке оригинальная энциклопедия мира растений, стала незаменимым справочным пособием для учителей сред-

ней школы, преподавателей вузов, студентов, источником сведений для всех, кто любит природу. Широкий резонанс получило издание за рубежом.

Значительные изменения в общественно-политической жизни страны и новые научные данные последних 13 лет потребовали существенной переработки «Жизни растений». Учтены практические замечания учителей при обсуждении справочных пособий по биологии (Ленинград, июнь 1986 г.), высказанные в рецензиях и письмах читателей. Это касается особенно сухости языка, некоторой академичности изложения, краткости в раскрытии важных вопросов охраны растительного мира, а также отражения современной систематики в структуре издания.

В последующие годы издательство «Просвещение» планирует выпуск одного-двух томов в один год.

Издание будет завершено к 1997 г.

Научное издание

Мир растений

В семи томах

Том 2

Зав. редакцией *В. И. Сивоглазов*
Редакторы *Н. В. Королева, В. И. Поletaева, Т. П. Крюкова*
Художники *П. А. Жиличкин, В. С. Юдин, Б. Н. Бобрович*
Художественный редактор *Т. В. Бусарова*
Технический редактор *Е. С. Юрова*
Корректоры *О. В. Ивашкина, Е. Г. Чернышова*

ИБ № 12865

Сдано в набор 12.03.90. Подписано к печати 07.12.90. Формат 84×108^{1/16}. Бум. типограф. № 1. Гарнит. Обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 50,40+0,42 форз.+5,04 вкл. Усл. кр.-отт. 73,92. Уч.-изд. л. 57,90+0,74 форз.+5,92 вкл. Тираж 100 000 экз. Заказ 2514. Цена 16 р.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Министерства печати и массовой информации РСФСР. 129846, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Московская ордена Трудового Красного Знамени типография № 2 Госкомпечати СССР. 129301. Москва. Проспект Мира, 105.





Таблица 1. Слизевики:

1 — цератомикса (*Ceratomyxa*), общий вид спороношения со спорами; 2 — ликогала (*Lycogala*): молодые (розовые) и старые (бурые) этелии; слева — псевдокапиллиций и споры; 3 — арцирия (*Arcyria*): внешний вид спороношения с капиллицем (в центре), справа — часть капиллиция и споры; 4 — трихия (*Trichia*): внешний вид спороношения (внизу — часть капиллиция и споры).



Таблица 2. Слизевики.

1 — дидерма (Didierma), внешний вид спороношения (внизу — часть каналиция и споры); 2 — стемонитис (Stemonitis); внешний вид спороношения (слева — часть сетчатого каналиция и споры). 3 — физарум (Physarium); общий вид спороношения (внизу — часть каналиция и споры). 4 — леокарпус (Leocarpus); общий вид спороношения (внизу — часть каналиция и споры).



Таблица 3. Вредная деятельность грибов.
Разрушение красочных слоев икон плесневыми грибами.



Таблица 4. Хитридиевые грибы-паразиты:

1 — «черная ножка» капустной рассады (возбудитель — *Olpidium brassicae*); внешний вид большого растения и клетка с паразитом; 2 — рак картофеля (возбудитель — *Synchytrium endobioticum*); внешний вид поражения и клетка с паразитом; 3 — стебель и лист кукурузы, пораженные фюзариозом (возбудитель — *Physoderma zea-maydis*).

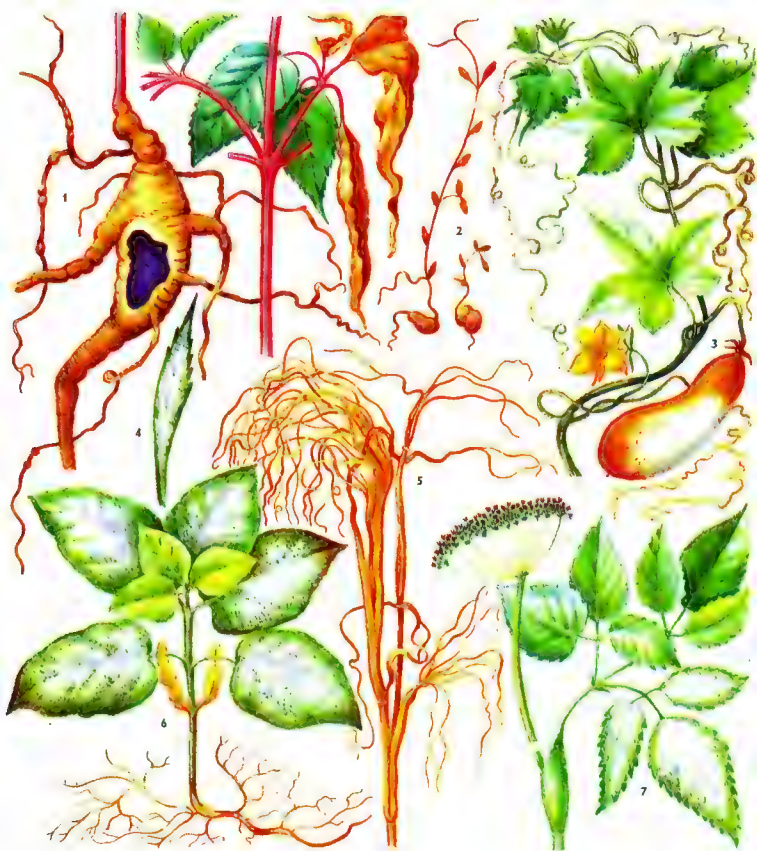


Таблица 5. Пероноспорные грибы:

1 — фитофтороз картофеля; пораженные корень и листья; 2 — питиум нерегулярный (*Pythium irregulare*) на корнях сосны; 3 — питиум аубернелла (*P. auburnianum*) на соприсающихся с почвой плодах тыквы; 4 — биполярисовый грибок на листе мелколиственной; 5 — склеротиниоз злаков (*Sclerotinia graminicola*) на стебле; разрушенные грибом листья; 6 — плазмонара подсолнечниковая (*Plasmopara helianthi*); карликовое растение с налетом гриба на нижней стороне листьев; 7 — плазмонара белоснежная (*P. nivea*) на смуте; налет гриба на листьях.



Таблица 6. Пероноспоровые грибы:

1 — пероноспора чистяковая (*Puccinia ficariae*): налет на листьях ветреницы; 2 — пероноспора разрушающая (*P. destructor*): пораженный цветонос лука; 3 — пероноспора хмеля (*Pseudopuccinia humuli*): колосовидный побег, налет на листьях; 4 — цистопус candidус (*Cystopus candidus*): искривленный стебель, видоизмененные стручочки, пустоши на листьях настурной сумки; 5 — бремия салатная (*Bremia lactucae*): налет гриба на листьях одуванчика.



Таблица 7. Фитофтороз картофеля и томатов (возбудитель – *Phytophthora infestans*):

1 – поражение листьев картофеля; 2 – поражение плодов томатов; 3 – поражение клубней картофеля.



Таблица 8. Колонии зурочиевых грибов на питательной среде:

1 — таларомицес желтый (*Talaromyces flavus*); 2 — конидиальная стадия гриба из рода эмерикселопсис (*Emericellopsis*);
3 — петромицес чесночный (*Petromyces alleaceus*); 4 — эмерикселопсис почвенный (*Emericellopsis terricola*).

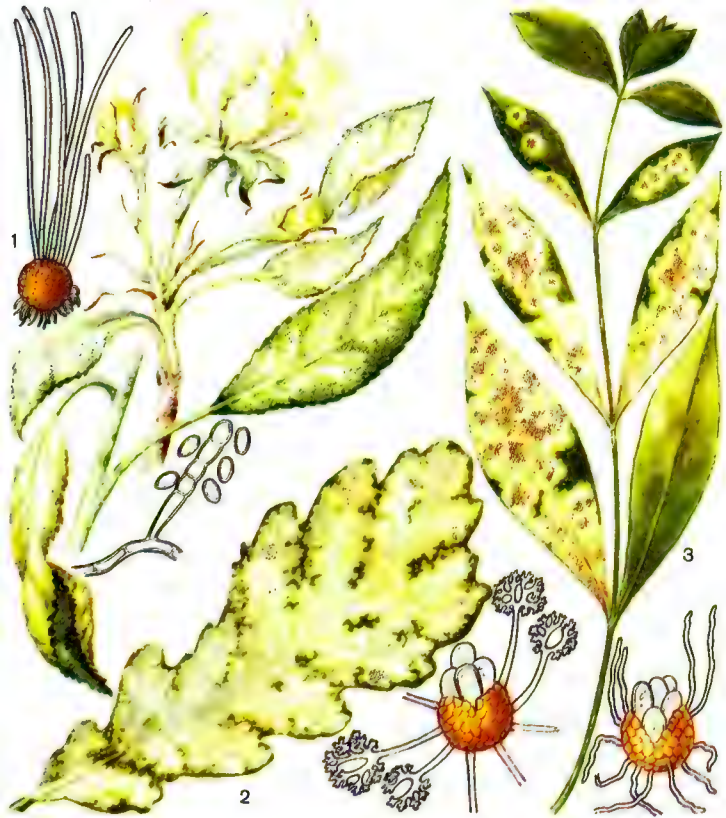


Таблица 9. Мучнисто-росные грибы (пораженные растения и плодовые тела грибов):

1 — мучнистая роса яблони (возбудитель — *Podosphaera leucotricha*); 2 — мучнистая роса дуба (возбудитель — *Microsphaera alphitoides*); 3 — мучнистая роса флокса (возбудитель — *Erysiphe cichoracearum*).



Таблица 10. Колонии дрожжей на питательной среде:

1—6 — аскоспоровые; 7—9 — базидиомицетные; 10—18 — несовершенные

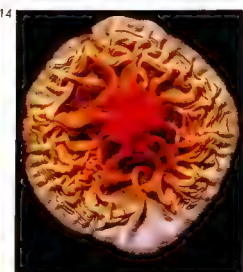
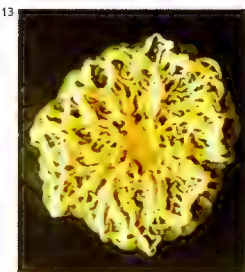
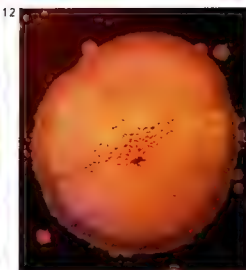
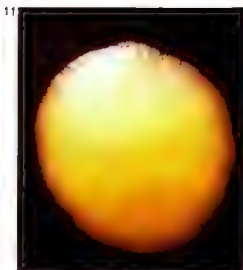




Таблица 11. Ксиларные и дианторные грибы:

1 — лист грецкого ореха, пораженный гномонией тонкозаостренной (*Gnomonia leptostyla*): вверху слева — конидиальное спороношение (ложе), вверху справа — перитеции; 2 — поражение плода грецкого ореха тем же грибом; 3, 4 — разветвленные стромы различных видов ксиларии (*Xylaria*); 5 — гиноксилон (*Hypoxylon*).



Таблица 12. Гинокрейные грибы:

1 — нектрия кинобарно-красная (*Nectria cinnabarina*): слева — стромы гриба на ветке, справа вверху — конидиальная строма гриба и перитеции; 2 — пекиелла желто-зеленеющая (*Peckiella luteovirens*): внизу — пораженные сырости, вверху — перитеции паразита в строме; 3 — гинокрея подушковидная (*Hypocrea pulvinata*) на окаянном трутовике, слева — перитеции гриба в строме.



Таблица 13. Спорыньевые грибы:

1 — чехловидная болезнь сжи сборная, справа — перитеций возбудителя (*Eriophloe typhina*) в строме; 2 — спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*), слева — колос со склеротиями, справа — проросший склеротий; 3 — кордицепс военный (*Cordyceps militaris*) на гусенице.



Таблица 14. Гелопенные грибы:

1 - дасисцифелла калифорнийская (*Dasyscyphella californica*); 2 - корине саркоидная (*Coryne sarcoides*); 3 - каллицелла цитрусовая (*Calicella citriva*); 4 - монилиния фруктовая (*Monilia fructigena*); 5 - склеротиния клубневая (*Sclerotinia tuberosa*).

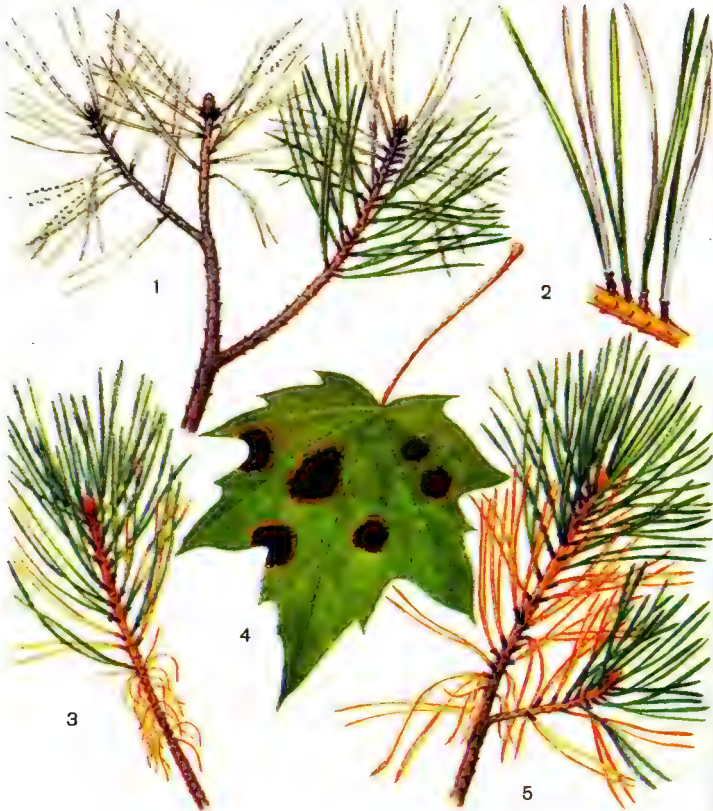


Таблица 15. Фацциевые грибы:

1 — сосна, пораженная болезнью снежное шютте; 2 — характер поражения хвоинок болезнью снежное шютте; 3 — гриб дофодермиум сосновый (*Lophodermium pinastri*) на сосне; 4 — лист клена, пораженный черной пятнистостью (возбудитель *Rhytisma acerinum*); 5 — хвоя сосны, пораженная грибом гиподермелла бороздчатая (*Hypodermella sulcigena*).

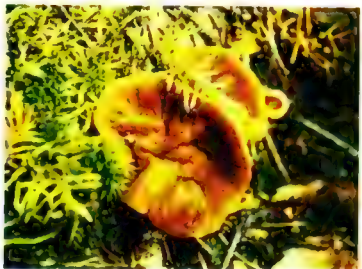
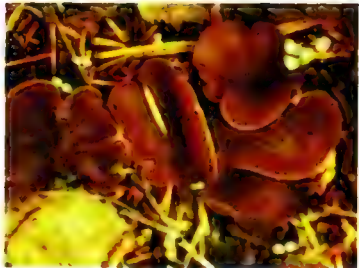
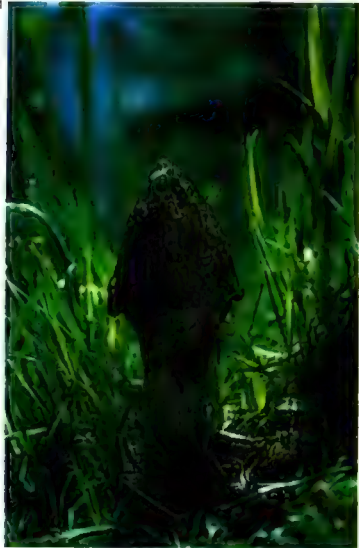


Таблица 16. Пецицевые грибы:

1 — сморчок (*Morchella*); 2 — пецица фиолетовая (*Peziza violacea*); 3 — дисцина цитовидная (*Discina ancilis*); 4 — саркосица ярко-красная (*Sarcoscypha coccinea*).



Таблица 17. Педисцевые грибы:

1 - сморчок конический (*Morchella conica*); 2 - шапочка сморчковая (*Verpa bohemica*); 3 - геливелла ямчатая (*Helvelia laciniata*); 4 - строчок обыкновенный (*Cyromitra esculenta*).



Таблица 18. Нецицевые грибы:

1 — алеврия оранжевая (*Aleuria aurantia*); 2 — гумария шерстистая (*Hymaria subhirsuta*); 3 — отида ослиная (*Otidea onotica*); 4 — иодофанус мясо-красный (*Iodophanus carneus*); 5 — пиринема омфалодез (*Pyrenopeziza omphalodes*).



Таблица 19. Трюфельные грибы:

1 — трюфель черный (*Tuber melanosporum*); 2 — трюфель летний (*T. aestivum*); 3 — трюфель белый (*Choiromyces meandriiformis*); 4 — трюфель африканский (*Terfesia leonis*). Внешний вид и плодовые тела в разрезе.

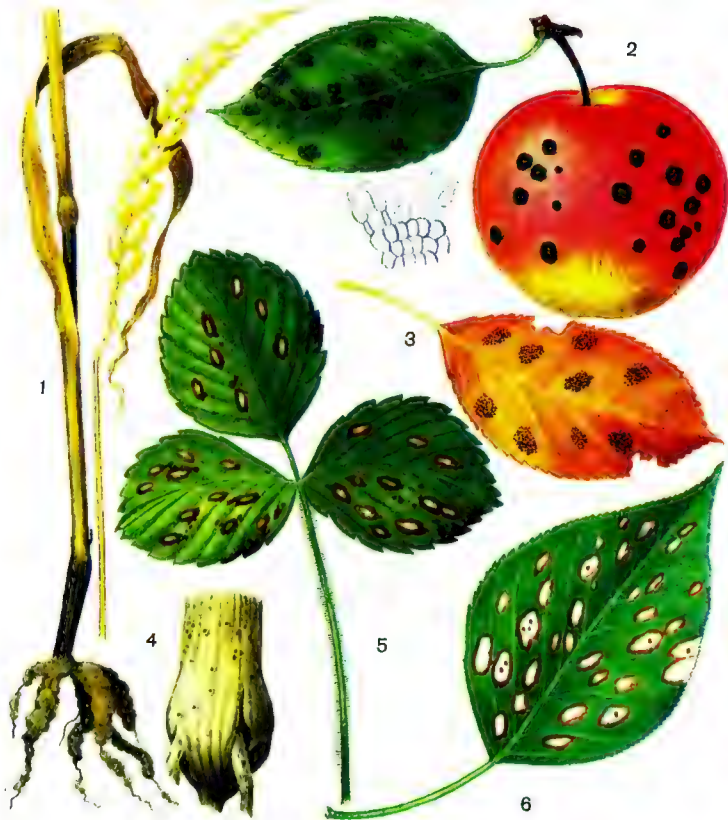


Таблица 20. Аскококулярные грибы:

1,4 — оphiоболез пшеницы (возбудитель — *Ophiobolus graminis*); 2,3 — парша яблоки (возбудитель — *Venturia inaequalis*); 5 — белая пятнистость листьев земляники; 6 — белая пятнистость листьев груши.

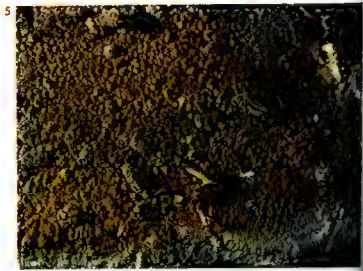
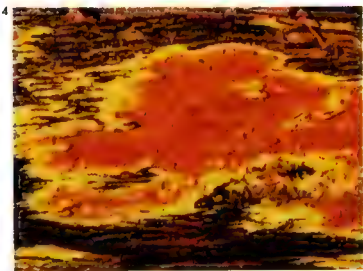


Таблица 21. Афиллофоровые грибы:

1 — клавариадельфус ситниковый (*Clavariadelphus tricolor*); 2 — рамария обыкновенная (*Ramaria cicutiformis*); 3 — стереум жестковолосый (*Stereum hirsutum*); 4 — мерулиопсис тисовый (*Merulius taxicola*); 5 — кониофора обыкновенная (*Coniophora puteana*).



Таблица 22. Болетовые грибы:

1 — желчный гриб (*Tylopilus felleus*); 2 — березовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*); 3 — осиновик красный (*L. aurantiacum*); 4 — белый гриб (*Boletus edulis*); 5 — сатанинский гриб (*B. satanas*); 6 — дубовик оливково бурый (*B. luridus*).



Таблица 23. Болетовые грибы:

1 — моховик зеленый (*Xerocomus subtomentosus*); 2 — польский гриб (*X. badius*); 3 — масленок желтый (*Suillus luteus*); 4 — масленок лиственничный (*S. grevillei*); 5 — масленок желто-бурый (*S. variegatus*); 6 — масленок белый (*S. placidus*).



Таблица 24. Болетовые грибы:

1 — перечный гриб (*Suillus piperatus*); 2 — козляк (*S. bovinus*); 3 — болетин полоножковый (*Boletinus cavipes*); 4 — болетин азиатский (*B. asiaticus*); 5 — подольшаник (*Gyrodon lividus*), 6 — капитановик (*G. castaneus*).



Таблица 25. Трихоломовые и строфариевые грибы:

1 «ведьмино кольцо», 2 опенок осенний (*Armillariella mellea*); 3 — мицена пура (*Mycena pura*); 4 опенок летний (*Kuchinomycetes mutabilis*), 5 лизинг гриб (*Flammulina velutipes*); 6 веешенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*); 7 рядовка фиолетовая (*Tricholoma violacea*)



Таблица 26. Трихоломовые, мокруховые, сыроежковые и тигрофоровые грибы:

1 — млечник перчатый (*Lactarius piperitius*), 2 — рыжик (*Lactarius deliciosus*), 3 — мицена (*Myccena*), 4 — тигроцибе кино-варно-красная (*Hygrocybe miniata*), 5 — истинныйчик (*Marasmius alliaceus*), 6 — мокруха еловая (*Gomphidius glutinosus*), 7 — тигрофору (*Hygrophorus hypoleteus*).



Таблица 27. Свинуховые грибы:

1.4 свинушка тонкая (*Paxillus involutus*); 2 - ложная лисичка (*Hydrophoropsis aurantiara*); 3 свинушка толстая (*Paxillus atrotomentosus*).



Таблица 28. Трихоломовые грибы:

1 — марасмиус ротуля (*Marasmius rotula*); 2 — удемансиелла широкопластинковая (*Oudemansiella platyphylla*); 3 — удемансиелла слизистая (*O. mucida*); 4 — мицена витилис (*Mycena vitilis*); 5 — калоцибе гамбоза (*Calocybe gambosa*); 6 — голюрунка ворончатая (*Clitocybe infundibuliformis*).

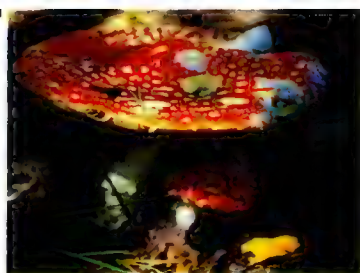


Таблица 29. Грибы рода аманита (*Amanita*):

1 — красный мухомор (*Amanita muscaria*); 2 — поганковидный мухомор (*A. virosa*); 3 — белая поганка, или вонючий мухомор (*A. phalloides*); 4 — бледная поганка (*A. phalloides*).



2

3

4

5

6

Таблица 30. Агариковые и строфариевые:

1 — шампиньон обыкновенный (*Agaricus campester*); 2 — шампиньон Бернарда (*A. bernardii*); 3 — строфария с морщинистым кольцом (*Stropharia rugoso-annulata*); 4 — зонтик гребенчатый (*Lepirola cristata*); 5 — зонтик острогребенчатый (*L. aculesquamosa*); 6 — строфария сине-зеленая (*Stropharia aeruginosa*).



Таблица 31. Агариковые, конринусовые и строфариевые:

1 — псатирелла корончатая (*Psathyrella coronata*); 2 — хлорифиллум, или зонтик Моргана (*Chlorophyllum molybdites*); 3 — цистодерма киноварно-красная (*Cystoderma cinnabarina*); 4 — зонтик золотистый (*Phaeolepiota aurea*); 5 — чешуйчатая золотистая, или ивняк (*Pholiota aurivella*); 6 — ложноопенок серно-желтый (*Hypholoma fasciculare*).



Таблица 32. Копринусовые и строфариевые:

1 — дождевик кирпично-красный (*Pholoma sublateralium*); 2 — оенок летний (*Kuchneromyces mutabilis*); 3 — чашки чашки обыкновенная (*Pholota squarrosa*); 4 — навозник белый (*Coprinus conatus*); 5 — явство и плодового тела у навозника; 6 — навозник серый (*C. atramentarius*)



Таблица 33. Культивируемые грибы:

1 - шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*), 2 - вешенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*), 3 - стрифария кольцевик (*Stropharia rugoso-annulata*); 4 - шампиньоны на стеллаже в совхозе «Заречье» Московской области.



Таблица 34. Культивирование шампиньонов:

1 — шампиньоны, готовые к сбору; 2 — сбор шампиньонов в тоннеле «Заречье» Московской области; 3 — шампиньоны — продукт для приготовления вкусных и питательных кулинарных блюд.



Таблица 35. Сыроежкины

1 — горькушка (*Lactarius rufus*); 2 — черный груздь (*L. necator*); 3 — сыроежка желтая (*Russula flava*); 4 — сыроежка болотная (*R. paludosa*); 5 — подосиновик белый (*R. delicia*)



Таблица 36. Сыроежковые:

1,3 — волнушка розовая (*Lactarius torminosus*); 2 — рыжик (*L. deliciosus*), 4 — поддубок белый (*Russula delica*) 5 — поддубок черный (*R. adusta*); 6 — члечник серо-розовый (*L. flexuosus*).



Таблица 37. Гастеромизеты (фаллюсовые):

1 — веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*), плодовое тело и стадия яйца в разрезе; 2 — мутинус гобачий (*Mutinus caninus*); 3 — цветохвостник яванский (*Anthurus javanicus*); 4 — цветохвостник Арпера (*A. archeri*); 5 — решеточник красный (*Clathrus ruber*); 6 — диктиофора двояная (*Dictyophora duplicata*).



Таблица 38. Гастеромизеты:

1 — круцибулум гладкий (*Crucibulum laeve*); 2 — бокальчик полосатый (*Cyathus striatus*); 3 — феллориния геркулесовая (*Pheilorinia herculeana*); 4 — головач продолговатый (*Calvatia excipuliformis*); 5 — звездоник черноголовый (*Thrichaster melanoccephalus*); 6 — мириостомы шейковидная (*Myriosoma coliforme*); слева — стадия яйца, справа — зрелое плодовое тело.



Таблица 39. Гастеромицеты

1 - мутигуе Равенели (*Mutinus ravenelii*) - молодое плодовое тело в рапоре; 2 - дождевик шишковатый (*Lycoperdon perlatum*); 3 - мутигуе Равенели; 4 - порховка чернеющая (*Bovista nigrescens*); 5 - дождевик ежевиднополюющий (*Lycoperdon echinatum*); 6 - дождевик звездчатый (*Glostrum formosum*).



Таблица 40. Гастеромицеты:

1 — ризиопогон («стрифель») краснеющий (*Rhizopogon roseolus*); 2 — миценаструм толстокожий (*Mycenastrum corium*); 3 — ризиопогон желтоватый (*Rhizopogon luteolus*); 4 — звездчатка гигрометрическая (*Astraeus hygrometricus*); 5 — краснорука кирично-красная (*Calostoma cinnabarina*); 6 — ложноподождевик обыкновенный (*Scleroderma aurantium*).

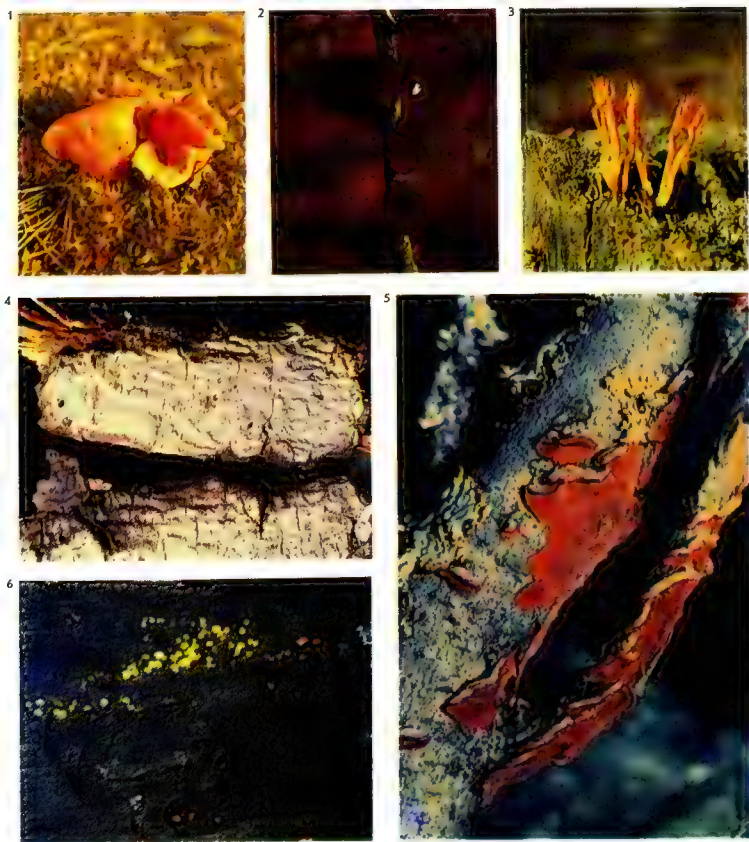


Таблица 41. Гетеробазидиальные грибы:

1 — тремискус гельвеллоидный (*Tremiscus helvellioides*); 2 — эксидия рециса (*Exidia recisa*); 3 — калопера вязкая (*Calocera viscosa*); 4 — эксидиопсис известковый (*Exidiopsis calcea*); 5 — дрожалка (*Tremella mesenterica*); 6 — дакримицес деликвесценс (*Dacrymyces deliquescens*).



Таблица 42. Ржавчинные грибы:

1 — стеблевая ржавчина злаков (возбудитель — *Puccinia graminis*); 2 — эцидий стеблевой ржавчины на барбарисе, 3 — гимноспорангий (*Gymnosporangium tremeloides*); эцидии на листьях яблони; 4 — ржавчина гороха (возбудитель — *Uromyces pisi*); 5 — поражение сосны вертунгом (возбудитель — *Melampsora pinitorqua*); 6 — поражение можжевельника (возбудитель — *Gymnosporangium juniperinum*).

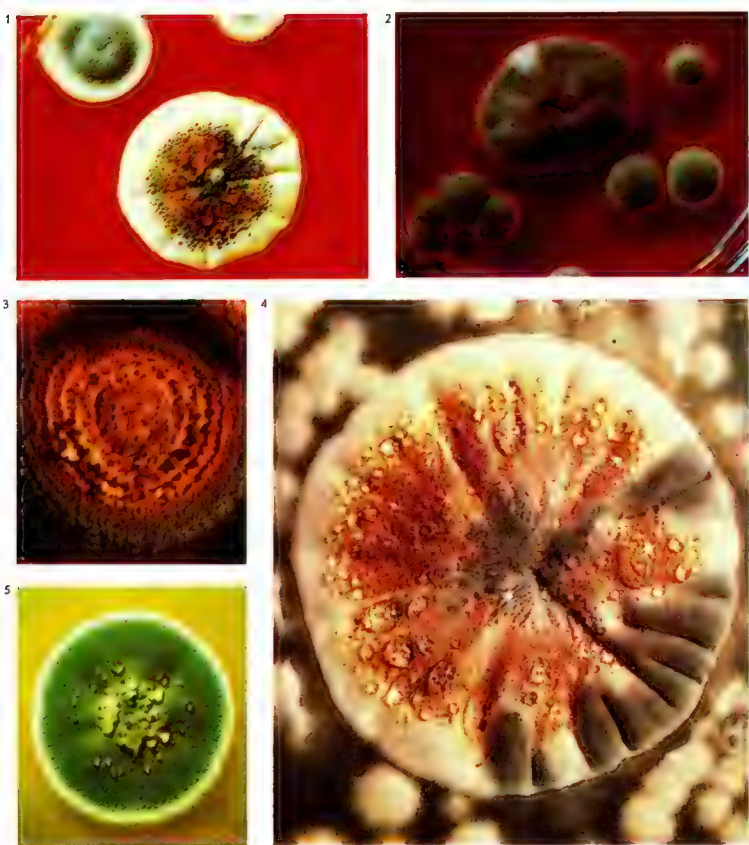


Таблица 43. Колонии пенициллов:

1 — пеницилл с золотистым пигментом (*Penicillium chrysogenum*); 2 — пеницилла чернеющий (*P. nigricans*); 3 — пеницилла распротертый (*P. expansum*); 4 — пеницилла Тома (*P. thomii*); 5 — пеницилла циклонический (*P. cyclosporum*).

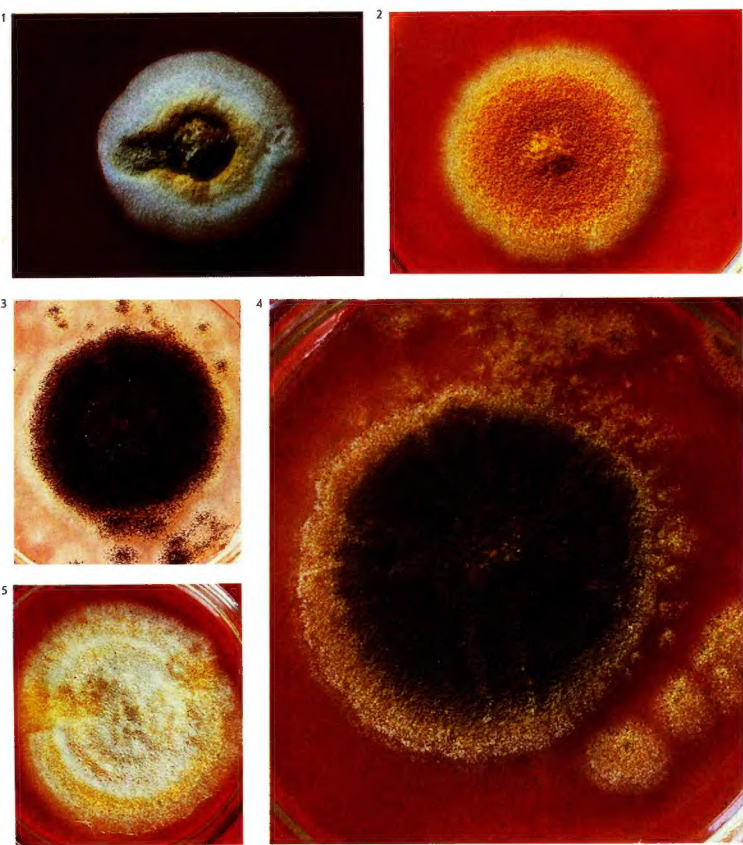


Таблица 44. Колонии аспергиллов:

1 — аспергилл разноцветный (*Aspergillus versicolor*); 2 — аспергилл охряный (*A. ochraceus*); 3 — аспергилл желтый (*A. Flavus*); 4 — аспергилл черный (*A. niger*); 5 — аспергилл чесночный (*A. alliaceus*).

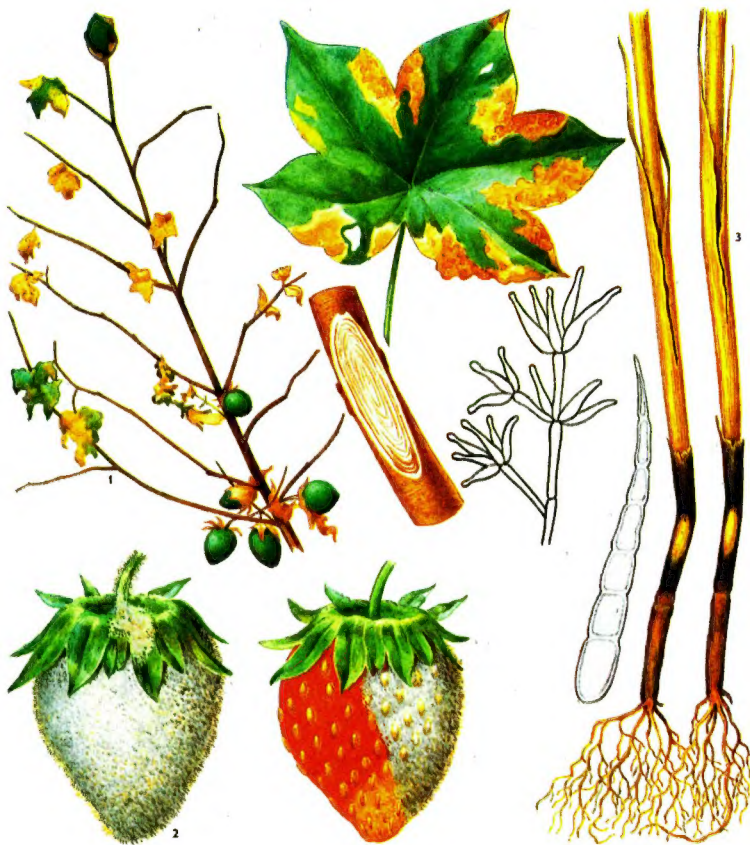


Таблица 45. Гифомицеты — паразиты растений:

1 — вертициллезный вилт хлопчатника (возбудитель — *Verticillium dahliae*), справа — споронии гриба; 2 — серая гниль земляники — *Botrytis cinerea*; 3 — ломкость стеблей пшеницы (возбудитель — *Pseudocercospora herpotrichoides*), слева — конидия паразита.

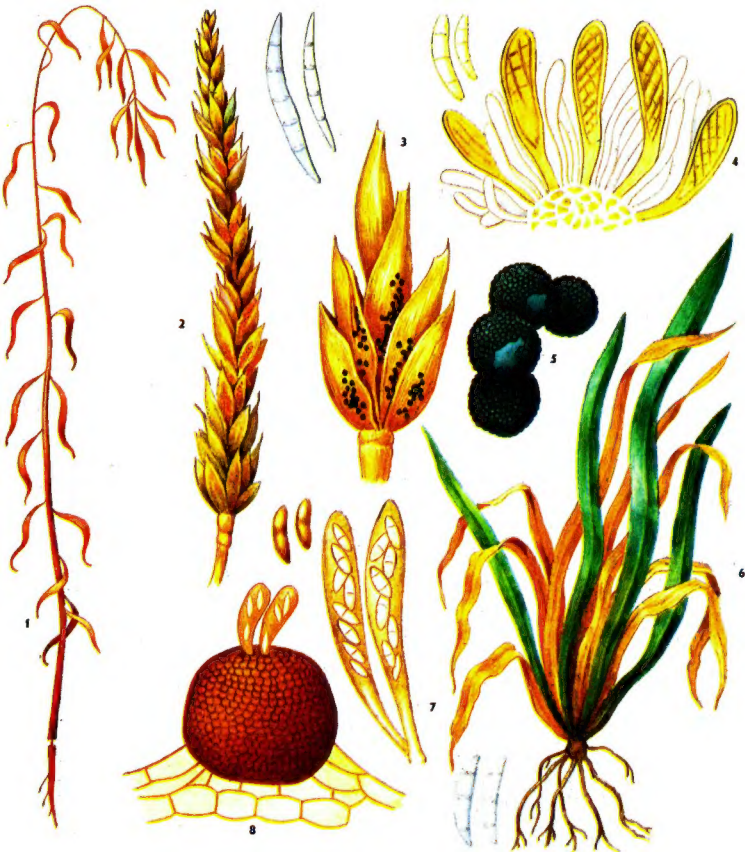


Таблица 46. Поражение растений фузариумом:

1 — фузариозное увядание льна (возбудитель — *Fusarium oxysporum* f. *lini*); 2 — фузариоз колосьев пшеницы (возбудитель — *F. graminearum*), вверху — конидии паразита; 3 — сумчатая стадия гриба *Gibberella zeae* на колосках пшеницы; 4 — сумки гриба со спорами; 5 — перитеции гриба; 6 — снежная плесень озимой ржи (возбудитель — *Fusarium nivale*); 7 — сумки возбудителя заболевания (*Micronectriella nivalis*); 8 — перитеции гриба.



Таблица 47. Гифомицеты и меланкониевые грибы — паразиты растений:

1 — класоспориоз томатов (возбудитель — *Cladosporium fulvum*), в и з у — спороношение гриба; 2 — альтернариоз капусты (возбудитель — *Alternaria brassicae*), в и з у — конидии паразита; 3 — антракноз фасоли (возбудитель — *Colletotrichum Hiedemuthianum*), р я д о м — спороношение гриба; 4 — антракноз тыквы (возбудитель — *C. lagenarium*), с п р а в а — спороношение гриба; 5 — антракноз винограда (возбудитель — *Gloeosporium ampelinum*); 6 — гелиминтоспориоз ячменя (возбудитель — *Helminthosporium salivum*); с л е в а — спороношение гриба.